

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Н. П. Гончаров

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА ПШЕНИЦ И ИХ СОРОДИЧЕЙ



СИБИРСКОЕ УНИВЕРСИТЕТСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
SIBERIAN BRANCH
INSTITUTE OF CYTOLOGY AND GENETICS

Nikolay P. GONCHAROV

COMPARATIVE GENETICS OF WHEATS AND THEIR RELATED SPECIES

Second Edition

Editor-in-chief
Prof. Vladimir K. Shumny



NOVOSIBIRSK
ACADEMIC PUBLISHING HOUSE "GEO"
2012

Н.П. ГОНЧАРОВ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА ПШЕНИЦ И ИХ СОРОДИЧЕЙ

Издание второе, исправленное и дополненное

Ответственный редактор
академик РАН *В.К. Шумный*



НОВОСИБИРСК
АКАДЕМИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО "ГЕО"
2012

УДК 581:633
ББК Е547
Г657

Гончаров, Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей.
Изд. 2-е, испр. и доп. / Н.П. Гончаров ; Рос. акад. наук. Сиб. отд-ние,
Ин-т цитологии и генетики. Новосибирск : Академическое изд-во “Гео”,
2012. – 523 с. – ISBN 978-5-904682-90-3 (в пер.).

В рамках единого исследования одновременно на трех уровнях плоидности проведено сравнительно-генетическое изучение видов рода *Triticum* и их сородичей. Обсуждаются вопросы сбора, создания, изучения и использования признаков и генетической коллекции на ди-, тетра- и гексаплоидном уровнях пшениц. Автором проведена ревизия существующей системы рода *Triticum* и предложена новая, включающая в себя все фертильные рукотворные виды.

Книга рассчитана на генетиков, селекционеров, растениеводов, преподавателей и студентов биологического и сельскохозяйственного профилей.

Рецензенты:

д-р биол. наук, проф. В.А. Пухальский

(Институт общей генетики РАН, г. Москва),

д-р биол. наук В.А. Соколов

(Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН, г. Новосибирск),

д-р биол. наук А.И. Шапова

(Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск)



Введение	11
Глава 1. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ПШЕНИЦ И ИХ СОРОДИЧЕЙ	16
1.1. Методы сравнительно-генетического изучения пшениц и их сородичей	17
1.2. Признаки, определяющие морфологию колоса	40
1.2.1. Безостость	43
1.2.2. Компактный, компактоидный (семикомпактоидный) и скверхедный типы колоса	54
1.2.3. Ломкоколосость	64
1.2.4. Спельтоидность	68
1.2.5. Округлая форма зерновок (круглозерность)	76
1.2.6. Персикоидность (тетраостость)	79
1.2.7. Ветвистоколосость	81
1.2.8. Длинная колосковая и цветковая чешуя (полоникумность)	83
1.3. Опушение вегетативных и генеративных органов	89
1.4. Отсутствие воска на вегетативных органах	96
1.5. Безлигульность	102
1.6. Чувствительность к фотопериоду	110
1.7. Биохимические признаки	125
1.8. Гомеология групп сцепления пшениц и детерминация количественных признаков у мягкой пшеницы	130
1.8.1. Детерминация количественных признаков у мягкой пшеницы	—
1.8.2. Первая группа сцепления	134
Заключение к главе 1. Аллельность генов и гомология групп сцепления диких и культурных пшениц	137
Глава 2. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА ТИПА И СКОРОСТИ РАЗВИТИЯ	140
2.1. Яровизация	144
2.1.1. Наследование реакции на яровизацию у озимых сортов	146
2.1.2. Молекулярно-биологическое изучение	154
2.2. Изменчивость типа развития у видов пшениц и эгилопсов	157
2.3. Наследование типа развития у гексаплоидных пшениц и эгилопсов	161
2.3.1. Мягкая пшеница (<i>T. aestivum</i> L.) и пшеница Петропавловского (<i>T. aestivum</i> ssp. <i>petropavlovskyi</i> (Udacz. et Migusch.) N.P. Gontsch.)	171

2.3.2. Настоящая полба (<i>T. spelta</i> L.)	182
2.3.3. Шарозерная пшеница (<i>T. sphaerococcum</i> Perc.) и пше- ница свайных построек (<i>T. antiquorum</i> Heer ex Udacz.) .	184
2.3.4. Эгилопс Вавилова (<i>Ae. vavilovii</i> (Zhuk.) Chenn.) и дру- гие виды секции <i>Vertebrata</i>	185
2.4. Изменчивость и наследование типа развития у тетраплоидных пшениц и эгилопсов.	186
2.4.1. Твердая пшеница (<i>T. durum</i> Desf.)	189
2.4.2. Полба (<i>T. dicoccum</i> (Schrank) Shuebl.)	191
2.4.3. Дика (<i>T. carthlicum</i> Nevski), туранская (<i>T. turanicum</i> <i>Jakubz.</i>), тучная (<i>T. turgidum</i> L.) и польская (<i>T. poloni-</i> <i>cum</i> L.) пшеницы	192
2.4.4. Пшеницы араратская (<i>T. araraticum</i> Jakubz.) и Тимо- феева (<i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.)	193
2.4.5. Тетраплоидные без генома <i>D</i> формы мягкой пшеницы	194
2.5. Наследование типа развития у диплоидных пшениц и эги- лопсов	196
2.5.1. Пшеница урарту (<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil.)	—
2.5.2. Пшеницы беотийская (<i>T. boeoticum</i> Boiss.), Синской (<i>T. sinskajae</i> A. Filat. & Kurk.) и однозернянка (<i>T. monococcum</i> L.)	197
2.5.3. Эгилопс Тауши ((<i>Aegilops tauschii</i> Coss.) син. <i>Ae. squar-</i> <i>rosa</i> non auct. L.)	199
2.5.4. Эгилопс спельтоидовидный (<i>Ae. speltoides</i> Tausch)	202
2.6. Геногеография генов <i>Vrn</i> и их влияние на скороспелость	—
2.7. Молекулярно-генетическое изучение генов <i>Vrn</i>	213
Заключение к главе 2. Пути расширения генофонда возделывае- мых видов пшениц по генам <i>Vrn</i>	217
Глава 3. СТРАТЕГИЯ СОЗДАНИЯ ФЕН- И ГЕНКОЛЛЕКЦИЙ У	
<i>Triticum</i> L. и <i>Aegilops</i> L. И ИНТРОГРЕССИЯ НОВЫХ ПРИЗНАКОВ,	
ГЕНОВ И АЛЛЕЛЕЙ	220
3.1. Создание, поддержание и использование фен- и генколлекций пшениц и их сородичей	221
3.1.1. Фен- и генколлекции гексаплоидных пшениц	231
3.1.2. Фен- и генколлекции тетраплоидных видов.	239
3.1.3. Фен- и генколлекции диплоидных видов.	247
3.2. Генетический потенциал рода <i>Triticum</i> L. и возможности расширения биоразнообразия возделываемых видов пшениц за счет гермиплазмы видов-сородичей	252
3.2.1. Интрогрессия признаков, генов и их аллелей из родствен- ных родов и видов-сородичей в возделываемые виды пшениц и их сравнительно-генетическое изучение	270
3.3. Использование фен- и генколлекций в филогенетических исследованиях.	287
3.3.1. Коллекция амфилоидов.	291
Заключение к главе 3. Типы коллекций и сохранение биоразно- образия пшениц и их сородичей	298

Глава 4. КЛАССИФИКАЦИЯ РОДА <i>Triticum</i> L.	305
4.1. Проблема вида у культурных растений	308
4.2. Таксономия родов <i>Aegilops</i> L. и <i>Triticum</i> L. и их филогене- тические связи	326
4.2.1. Поиск, определение и изучение доноров элементарных генов полиплоидных пшениц	333
4.2.2. История доместикации пшениц	358
4.3. Сравнение основных классификаций рода <i>Triticum</i> L.	370
4.4. Ревизия системы рода <i>Triticum</i> L. на основе сравнительно- генетических и молекулярно-биологических исследований. . .	377
Конспект рода <i>Triticum</i> L.	396
Заключение к главе 4. Преемственность классификаций и сохра- нение генофондов	411
Заключение	418
Литература	419
Приложения	498
Summary	503



Introduction	11
Chapter 1. COMPARATIVE GENETICS OF MORPHOLOGICAL, PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL TRAITS IN WHEATS AND THEIR RELATED SPECIES	16
1.1. Methods of comparative genetic studying of wheats and their related species	17
1.2. Spike morphology traits	40
1.2.1. Awnlessness	43
1.2.2. Compact, compactlike (semicompact) and squarehead spikes	54
1.2.3. Brittle rachis	64
1.2.4. Spelt	68
1.2.5. Sphaerococcum	76
1.2.6. Tetraaristatum	79
1.2.7. Branch spike.	81
1.2.8. Elongate ear and floret glumes	83
1.3. Hairy vegetative and generative organs	89
1.4. Glaucouslessness of vegetative organs	96
1.5. Ligulelessness	102
1.6. Photoperiodic response	110
1.7. Biochemical traits.	125
1.8. Homeology of linkage groups in wheats and determination of quantitative traits in common wheat	130
1.8.1. Determination of quantitative traits in common wheat	–
1.8.2. First linkage group	134
Conclusion to Chapter 1. Allelism of genes and homology of linkage groups in wild and cultivated wheats.	137
Chapter 2. COMPARATIVE GENETICS OF GROWTH HABIT (SPRING VS. WINTER) AND DEVELOPMENTAL RATE	140
2.1. Response to vernalization	144
2.1.1. Inheritance of response to vernalization in winter wheat	146
2.1.2. Molecular biological investigation	154
2.2. Variability of growth habit in wheat species and goat-grasses	157
2.3. Inheritance of growth habit in hexaploid wheats and goat-grasses	161
2.3.1. Common wheat (<i>T. aestivum</i> L. and <i>T. aestivum</i> ssp. <i>petropavlovskyi</i> (Udacz. et Migusch.) N.P. Gontsch.)	171
2.3.2. <i>T. spelta</i> L.	182
2.3.3. <i>T. sphaerococcum</i> Perc. and pile-dwelling wheats (<i>T. antiquorum</i> Heer ex Udacz.)	184

2.3.4. <i>Ae. vavilovii</i> (Zhuk.) Chenn. and other species of section <i>Vertebrata</i>	185
2.4. Variability and inheritance of growth habit in tetraploid wheats	186
2.4.1. Durum wheat (<i>T. durum</i> Desf.)	189
2.4.2. Emmer (<i>T. dicoccum</i> (Schränk) Shuebl.)	191
2.4.3. <i>T. carthlicum</i> Nevski, <i>T. turanicum</i> Jakubz., English (<i>T. turgidum</i> L.) and <i>T. polonicum</i> L. wheats.	192
2.4.4. <i>T. araraticum</i> Jakubz. and <i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.	193
2.4.5. Tetraploid common wheat forms without <i>D</i> genome	194
2.5. Inheritance of growth habit in diploid wheats and goat-grasses	196
2.5.1. <i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil	—
2.5.2. <i>T. boeoticum</i> Boiss., <i>T. sinskajae</i> A. Filat. et Kurk. and <i>T. monococcum</i> L.	197
2.5.3. <i>Aegilops tauschii</i> Coss. (<i>Ae. squarrosa</i> non auct. L.)	199
2.5.4. <i>Ae. speltoides</i> Tausch	202
2.6. Genegeography of <i>Vrn</i> genes and their influence on earliness . .	—
2.7. Molecular-genetic studies of <i>Vrn</i> genes	213
Conclusion to Chapter 2. Ways of enriching the genepool of cultivated wheat species on <i>Vrn</i> genes	217
Chapter 3. THE STRATEGY OF DEVELOPING PHENOTYPIC AND GENETIC COLLECTIONS IN <i>Triticum</i> L. AND <i>Aegilops</i> L. AND INTRO- GRESSION OF NEW TRAITS, GENES AND ALLELES	220
3.1. Developing, maintenance and use of phenotypic and genetic collections of wheats	221
3.1.1. Phenotypic and genetic collections of hexaploid wheats . .	231
3.1.2. Phenotypic and genetic collections of tetraploid wheat species	239
3.1.3. Phenotypic and genetic collections of diploid wheat species	247
3.2. Genetic potential of genus <i>Triticum</i> L. and possibilities of increasing the biodiversity of cultivated wheat species by means of the germplasm from related species	252
3.2.1. Introgression of traits, genes and their alleles from related genera and species into cultivated wheat species and their comparative genetic studies	270
3.3. Use of phenotypic and genetic collections in phylogenetic investigations	287
3.3.1. Collection of wheat amphiploids	291
Conclusion to Chapter 3. Collection types and biodiversity wheats and their related species preservation	298
Chapter 4. GENUS <i>Triticum</i> L. TAXONOMIES	305
4.1. Problem of the term “species” in cultivated plants	308
4.2. Taxonomy of genera <i>Triticum</i> L. and <i>Aegilops</i> L. and their phylogenetic relations	326
4.2.1. History of search and study of basic genomes’ donors in polyploid wheat	333
4.2.2. History of wheat domestication	358
4.3. Comparison of main classifications of genera <i>Triticum</i> L.	370

4.4. Revise the Classification of genus <i>Triticum</i> L. on base of comparative genetic investigations	377
Conspectus of genus <i>Triticum</i> L.	396
Conclusion to Chapter 4. Continuity wheat classifications and genepool conservation	411
General Conclusion.	418
References.	419
Appendices	498
Summary	503



История прославляет битвы, в которых мы умираем, и избегает говорить о вспаханных полях, которыми мы живем. Она знает имена незаконных детей королей, но ничего не знает о происхождении пшеницы. Вот – одно из проявлений человеческой глупости.

Ж.-А. Фабр

Виды рода *Triticum* L. не являются модельными объектами для генетических исследований. Их изучение всегда диктовалось непреходящей важностью пшеницы как одной из основных продовольственных культур¹ и обусловлено в значительной степени запросами селекции.

Генетический потенциал рода *Triticum* огромен. Род включает в себя ди- ($2n = 14$), тетра- ($2n = 28$) и гексаплоидные ($2n = 42$) виды [Пшеница, 1979; Miller Т.Е., 1987]. Из них более двадцати это “естественные” виды (произрастающие в природе либо возделываемые человеком) [Пшеница, 1979; Гончаров Н.П., 2002; Goncharov N.P. et al., 2009], и около десяти видов – искусственно полученные амфиплоиды² [Жебрак А.Р., 1957; Дорофеев В.Ф., Мигушова Э.Ф., 1977; Наврузбеков Н.А., 1981; Гандилян П.А., 1984; Иванов Г.И., 1984; Schieman E., Staudt G., 1958; и др.].

В трибе *Triticeae* Dum. роду *Triticum* филогенетически очень близки роды *Aegilops* L. и *Secale* L., составляющие вместе с ним подтрибу *Fruementaceae* Dum. Многие виды этих трех родов легко скрещиваются между собой, изредка давая плодовитое потомство. Наиболее характерный пример – рукотворный вид *×Triticale* Muntzing. При искусственном удвоении хромосом многие из экспериментально полученных в пределах подтрибы *Fruementaceae* амфиплоидов фертильны [Жебрак А.Р., 1957; Наврузбеков Н.А., 1981; Гандилян П.А. и др., 1986; и др.; Tschermaк E., Bleier H., 1926; Zhebrak A., 1944; Kihara H., Lilienfeld F., 1949; Tanaka M., 1980].

¹ Пшеница занимает 17 %, или около одной шестой части, мировых посевных площадей, являясь основным продуктом питания и источником белка для 40 % населения Земли и обеспечивая до 20 % от общей калорийности в его рационе.

² Амфиплоид (амфидиплоид) – межвидовой гибрид, полученный в результате объединения геномов обоих родительских видов.

Сохранение существующего разнообразия и его расширение за счет видов-сородичей – важнейшие задачи XXI в. В настоящее время решение проблем сохранения и расширения существующего биоразнообразия возделываемых видов пшениц невозможно без тщательной инвентаризации и скрупулезного изучения гермиплазмы диких видов и видов-сородичей.

Использование интрогрессивной гибридизации позволило исследователям перенести из родов *Aegilops* L. и *Secale* L. в возделываемые пшеницы несколько сотен функциональных генов, большинство из которых контролируют устойчивость к патогенам и вредителям [Gale M.D., Miller T.E., 1987; Knott D.R., 1987b; Maan S.S., 1987; Friebe B. et al., 2001; McIntosh R.A. et al., 2008–2011]. Широкое целенаправленное проведение таких работ, несмотря на их несомненную актуальность, сдерживается прежде всего слабой сравнительно-генетической изученностью видов родов подтрибы *Fruментaceae*, неопределенностью происхождения тех или иных генов у возделываемых видов пшениц и отсутствием стратегии проведения интрогрессивной гибридизации с целью расширения биоразнообразия возделываемых видов за счет гермиплазмы диких видов и видов-сородичей.

Сравнительно-генетическое исследование предполагает соотнесение фенов и генов различных видов между собой [Фадеева Т.С. и др., 1980]. Из задач, стоящих перед сравнительной генетикой, в настоящее время реально только собственно сравнительное изучение генетики растений. Для успешного экспериментального решения этой задачи необходима модель. С нашей точки зрения, в качестве таковой может служить род *Triticum*, имеющий политипную серию ($2n = 14, 28$ и 42). При его использовании задача упрощается тем, что частная генетика того или иного вида этого рода – это в какой-то степени сравнительная генетика внутривидовых форм (образцов, сортов и т. д.). Заметим, что частная генетика значительно лучше изучена у некоторых видов других родов возделываемых растений – *Zea mays* L. [Handbook..., 2009], *Hordeum vulgare* L. [Генетика ячменя, 1986; Nilan R.A., 1964; Søgaard B., Wettstein-Knowles von P., 1987; Pourkheirandish M., Komatsuda T., 2007] и *Pisum sativum* L. [Weeden N.F. et al., 1998; Ellis T.H.N., Poyser S.J., 2002]. Однако все три перечисленных вида – диплоиды, и ни одна из родственных им полиплоидных форм не является достаточно хорошо изученной генетически. У пшениц для проведения таких работ удобны не только естественные виды разного уровня плоидности, но и искусственно созданные, в том числе тетраплоидные формы ($2n = 4x = 28$) гексаплоидных видов ($2n = 6x = 42$), имеющие только геномы А и В, и многочисленные фертильные искусственно созданные амфиплоиды различного уровня плоидности с разным сочетанием элементарных геномов, в том числе и с неиспользованными природой комбинациями элементарных геномов диплоидных пшениц и эгилопсов.

В последнее время появилась еще одна проблема молекулярно-биологического изучения геномов пшениц. Вероятно, геном основных возделываемых видов пшениц – мягкой и твердой – не будет просеквенирован не только в ближайшее время, но и в обозримом будущем, так как он у них является не только одним из самых больших из геномов важнейших воз-

дельяемых видов растений (17 000 Мб, т. е. приблизительно в 40 раз больше генома риса и в 5 раз – генома человека), но и содержит огромное число повторов (до 80 % от всего генома). Последнее обстоятельство существенно затрудняет возможность “сборки” фрагментов секвенирования в однозначную последовательность.

При создании модели для сравнительно-генетического изучения рода *Triticum* необходимо проработать три этапа:

- 1) сбор и создание фенотипических коллекций на разных уровнях плоидности пшениц;
- 2) подбор генов для изучения и создания генетических коллекций;
- 3) параллельное изучение генетики признаков и определение аллельности генов и групп сцепления у ди-, тетра- и гексаплоидных видов пшениц.

Кроме того, сравнительно-генетические исследования, выполненные параллельно на возделываемых и диких видах пшениц, а также их сородичах позволят не только определить происхождение тех или иных генов у первых, наметить стратегию интрогрессивной гибридизации для селекционного их улучшения, но и дадут возможность получить ясную картину их происхождения и дифференциации на виды [Tsunewaki K., 1968]. Тщательно и полно разработанные классификации видов культурных растений важны для сбора, сохранения и оценки биоразнообразия [Гончаров Н.П., 2002; Waines J.G., Barnhart D., 1990], подбора пар для скрещивания [Вавилов Н.И., 1935], прогноза возможности успешной интрогрессии полезных признаков и генов из видов-сородичей [Гончаров Н.П., 2005a], а также для сертификации сортов [Синская Е.Н., 1968]. Цель современной таксономии – создать такую классификацию, т. е. систему, которая отражала бы и филогенез, и генетическую структуру видов. Применение сравнительно-генетических методов в таких исследованиях будет способствовать построению генетической, а в итоге и “естественной” классификации рода *Triticum* и поможет “снять” натяжки, обычные при построении таких классификаций, когда в качестве важных аргументов филогенетической близости видов исследователи используют идентичные символы генов, не заботясь об определении их аллельности, и о генотипе того или иного из видов в большинстве случаев судят только по сходству или различию их фенотипов. Вместе с тем мы отдаем себе отчет, что в настоящее время таксономия большинства сельскохозяйственно важных культур, в том числе и пшениц, являет собой довольно искусственную систему, призванную в первую очередь отвечать запросам сельскохозяйственной практики и быть удобной пользователям, порой очень далеким от проблем ботаники и генетики.

Выполненные нами сравнительно-генетические исследования в большинстве своем затрагивают так называемые “классификационные признаки”³ [Гончаров Н.П., 2002; Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 2005; Goncharov N.P., 2005], т. е. признаки, позволяющие определять видовую принадлежность пшениц, либо проводятся с использованием молекуляр-

³ Термины “видообразующие гены” и “таксономически значимые признаки” будут рассмотрены в 4-й главе.

ных маркеров [Golovnina K.A. et al., 2007; Konovalov F.A. et al., 2010]. В сравнительно-генетических исследованиях редко используется более одного функционального гена на каждую из изучаемых групп сцепления [Kosuge K. et al., 2008, 2009, 2012; и др.]. Создание генетических коллекций на ди-, тетра- и гексаплоидном уровнях, а также изогенных и замещенных линий у видов разного уровня ploidy способствует тому, что род *Triticum* становится хорошей моделью для изучения сравнительной генетики у растений независимо от “характера” используемых исследователями признаков.

В проведении ряда исследований, вошедших в данную работу, принимали участие кандидаты биологических наук С.Ф. Коваль, Л.И. Лайкова, К.А. Головина, А.Г. Блинов, С.А. Глушков (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск), К.Д. Джалпакова (Институт общей генетики и цитологии МОН РК, Алматы), Ф.А. Коновалов (ИОГен РАН, Москва), доктора биологических наук Б.В. Ригин и О.П. Митрофанова (ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург), А.А. Коновалов (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск); профессора К. Kato (Okayama University, Okayama, Japan) и N. Watanabe (Ibaraki University, Ibaraki, Japan), доктор Т. Kawahara (Kyoto University, Kyoto, Japan), а также научные сотрудники отдела пшениц ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (С.-Петербург), отдела методических основ селекции и лаборатории иммунитета СибНИИ растениеводства и селекции (Новосибирск), сектора генетики пшениц ИЦиГ СО РАН (Новосибирск) и студенты Новосибирского государственного аграрного университета. Всем им автор выражает свою искреннюю признательность. Особая благодарность докторам Н. Bockelman (National Small Grains Collection, Aberdeen, USA), V. Holubeč (GeneBank of Research Institute of Crop Production, Prague-Ruzyne, Czech Republic), Т. Kawahara (Kyoto University, Kyoto, Japan), Н. Tsujimoto (Tottori University, Tottori, Japan), J. Valkoun (ICARDA, Aleppo, Syria), N. Watanabe (Ibaraki University, Ibaraki, Japan), докторам биологических наук Р.А. Удачину, А.Ф. Мережко и О.П. Митрофановой, кандидатам биологических наук А.А. Филатенко, Е.В. Зуеву, Т.В. Лебедевой, И.Г. Чухиной и сельскохозяйственных наук Н.Н. Чикиде и О.А. Ляпуновой (ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, С.-Петербург), д.б.н. П.А. Гандилян (АрмСХИ, Ереван), к.с.-х.н. О.И. Майстренко (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск), к.б.н. В.И. Жукову, д.б.н. П.И. Степочкину (СибНИИРС, Новосибирск), к.с.-х.н. В.И. Янченко, С.Н. Караваеву, В.М. Мельнику (АНИИЗИС, Барнаул), к.б.н. Р.Л. Богуславскому (Украинский институт растениеводства, Харьков) и другим исследователям, предоставившим первичный экспериментальный материал. Считаю своим приятным долгом поблагодарить академика РАН С.Г. Инге-Вечтомова, проф. В.Г. Смирнова (Санкт-Петербургский университет), проф. В.А. Пухальского, д.б.н. Е.Д. Бадаеву (ИОГен, Москва), д.б.н. А.И. Щапову, к.б.н. Е.Д. Будашкину (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск), д.б.н. Т.К. Терновскую (ИАБ УААН, Киев), д.б.н. О.П. Митрофанову (ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, С.-Петербург), чл.-кор. РАН Н.Н. Цвелева (Ботанический институт РАН, С.-Петербург), профессоров

М.Е. Barkworth (Department of Biology, Utah State University, Salt Lake City, UT, USA) и К. Hammer (Department of Agrobiodiversity, Institute of Crop Science, Kassel University, Germany), а также анонимных рецензентов за высказанные критические замечания и полезное обсуждение. Автор также благодарен родителям, жене и детям за многолетнее терпение, поддержку и понимание, позволившие провести исследования, которые составили данную работу.

Работа частично финансировалась по Программам Президиума РАН № 11, № 26, № 30 и подпрограмме II РАН “Происхождение и эволюция биосферы”. В Горном Бадахшане (Республика Таджикистан), на Главном Тавре (Турция) и в Израиле экспериментальный материал был собран благодаря поддержке экспедиционными грантами СО РАН (2010–2012 гг.).



СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ПШЕНИЦ И ИХ СОРОДИЧЕЙ

Полузнание победоноснее законченного знания: оно знает вещи более простыми, чем они есть в действительности, и это делает его более понятным и убедительным.
Ф. Ницше. 1990. С. 467.

Сравнительная генетика призвана синтезировать конкретные знания по генетике видов и родов [Фадеева Т.С. и др., 1980], а иногда и более высоких таксономических единиц [Devos K.M., Gale M.D., 1997]. Она изучает генетические основы параллелизма в наследственной изменчивости и детерминации признаков и свойств. Сравнительно-генетические исследования помогают эффективно сопоставить геномы разных видов пшениц и эгилопсов и открывают дополнительные резервы мобилизации генетических ресурсов видов этих родов при создании нового исходного материала, который может быть использован как для повышения эффективности генетических исследований, так и для селекции. В области сравнительной генетики пшениц интенсивно проводятся эксперименты с использованием молекулярных маркеров [Chao S.P. et al., 1989; Kojima T., Ogihara Y., 1998; Sarma R.N. et al., 2000]. В результате таких исследований либо строятся практически лишенные функциональных генов карты [Kojima T., Ogihara Y., 1998; Röder M.S. et al., 1998], либо проводится “сравнительная привязка” того или иного гена разных видов к одним и тем же молекулярным маркерам [Nelson J.C. et al., 1995; Kato K. et al., 1998; Kosuge K. et al., 2012]. Идентичность функциональных генов у исследуемых видов пшениц очень часто определяется посредством сравнения их фенотипов. Среди выполненных исследований особняком стоит несколько довольно старых работ, в которых предпринимались попытки сравнительно-генетического изучения функциональных генов у видов пшениц разного уровня ploidy. Одной из первых работ такого рода было исследование А.А. Сапегина [1938], цель которого – “сравнение соотношения ряда одинаковых типов расщепленцев по группам *vulgare* и *durum* с включением в число изучаемых признаков также и ряда их, относящихся непосредственно к урожайности” [Сапегин А.А., 1938, с. 5]. Нам также известны тезисы, касающиеся сравнительно-генетического изучения типа развития у видов пшениц трех уровней ploidy [Schmalz H., 1958]. К сожалению,

А.А. Сапегин не получил сколько-нибудь полных результатов. Ряд сравнительно-генетических исследований проводился или на паре видов [Tsunewaki K., 1966a,b], или на искусственно полученных амфиплоидах [Kihara H., 1965]. Иногда в них сравнивалось F_1 межвидовых гибридов с родительскими формами [Thompson W.P., 1931]. Кроме того, из-за слабой изученности в то время частной генетики пшениц [Ausemus E.R. et al., 1946] у исследователей были большие проблемы с выбором признаков, пригодных для проведения сравнительно-генетических исследований. В настоящее время таких проблем нет.

1.1. МЕТОДЫ СРАВНИТЕЛЬНО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ПШЕНИЦ И ИХ СОРОДИЧЕЙ

Сравнительно-генетические исследования растений, в том числе пшениц и их сородичей, в своей основе базируются на проведении элементарного генетического анализа. Как справедливо замечает М.М. Тихомирова [1990], “только в ходе анализа наследования многих и разнообразных признаков организмов одного вида складывается представление о генотипе как системе, а не о сумме генов” (с. 3). В то же время изучение гомологий в характере наследования признаков (наследственной детерминации) ведет к познанию и установлению путей эволюции генотипов исследуемых объектов [Фадеева Т.С. и др., 1980].

Генетический анализ. При проведении генетического анализа прежде всего определяется, сколькими генами обусловлено различие между двумя особями по тем или иным признакам, и изучаются свойства этих генов. При этом, по мнению А.С. Серебровского [1970], решаются следующие задачи:

- 1) установление гена;
- 2) изучение его действия на признаки в различных комбинациях с другими генами, т. е. его свойств;
- 3) установление сцепления или отталкивания данного гена с другими ранее установленными генами;
- 4) определение расположения гена относительно других генов, сцепленных с ним.

Анализ отдельных генов складывается в изучение генотипа данной особи, а в последующем и вида в целом. Одним из основных методов генетического анализа является гибридологический [Тихомирова М.М., 1990]. При его проведении изучаются расщепления в поколениях гибридов, начиная со второго. В таких экспериментах объем выборок растений F_2 гибридов определяется в зависимости от гипотезы об ожидаемом максимальном числе генов, контролирующих изучаемый признак. В случае изучения в F_2 гибридов потомств нескольких растений F_1 гибридов результаты суммируются после проверки выборок на однородность с использованием критерия Пирсона χ^2 . Соответствие полученных результатов теоретически ожидаемым оценивается с использованием этого же критерия. Если по одному или нескольким генам расщепление достоверно отличается от моногенного, используется метод смещенных оценок [Weber E., 1986].

Метод возвратных скрещиваний (скрещивание гибридов с одной из родительских форм) дает наиболее точную оценку как числа генов, контролирующих признак, так и их взаимного расположения (сцепления).

Метод циклических скрещиваний позволяет изучить проявление признака при различных генофонах. Наиболее информативные и адекватные результаты получаются при проведении циклических скрещиваний по диаллельной схеме (при диаллельных скрещиваниях).

Распределение растений в расщепляющихся потомствах по фенотипическим классам по большинству морфологических признаков проводится на основании визуальной оценки после наступления колошения у растений. При оценке ряда признаков, таких как компактность и компактность колоса, подсчитывается плотность колоса как отношение числа колосков к длине колоса, а именно, $D = \frac{(\text{число колосков без одного}) \times 10}{\text{длина оси колоса, см}}$

[Фляксбергер К.А., 1935]. Окраска колосковых чешуй и зерна в сомнительных случаях определяется после замачивания на 10 мин в 5–10 %-м растворе NaOH, окраска колеоптиле – в момент его прободания листочком. В последнем случае зерновки анализируемых растений предварительно проращиваются в темноте при температуре 12–14 °C, согласно А.И. Носатовскому [1965].

К сожалению, результаты, полученные на мягкой пшенице методами обычного генетического анализа, мало способствовали решению основной задачи, стоящей перед частной генетикой любой культуры, – определению групп сцепления и составлению генетических карт.

Цитогенетические методы. В силу сложной аллополиплоидной структуры генома мягкой пшеницы для анализа наследования и изучения генетического контроля признаков были разработаны специальные цитогенетические методы. Аллогексаплоидная природа генома мягкой пшеницы, с одной стороны, затрудняет применение обычного генетического анализа, а с другой – позволяет использовать за счет компенсации гомеологическими хромосомами наборы разных линий-абберантов, связанных с потерей хромосом или их частей (см. схему на стр. 19).

При проведении хромосомной локализации у мягких пшениц исследователи чаще всего использовали линии моносомных растений сорта Chinese Spring, созданные E.R. Sears [1954], значительно реже – дитело- и монотелосомные линии этого же сорта, созданные этим же автором [Sears E.R., Sears L.M.S., 1978]. Колосья линий моносомных по 21 хромосоме сорта Chinese Spring растений представлены на рис. 1.1. Хорошо заметны морфологические различия между колосьями разных линий. Эти, а также ряд других различий были интерпретированы автором моносомных линий как наличие в определенных хромосомах сорта Chinese Spring генов, их детерминирующих, а именно: в хромосоме 3D – гена, контролирующего красную окраску зерна, в хромосоме 5A – генов, контролирующих опушения узлов стебля и спелость колоса, в хромосоме 4B – гена, контролирующего пленчатость, и гена-ингибитора остистости, в хромосоме 6B – так-

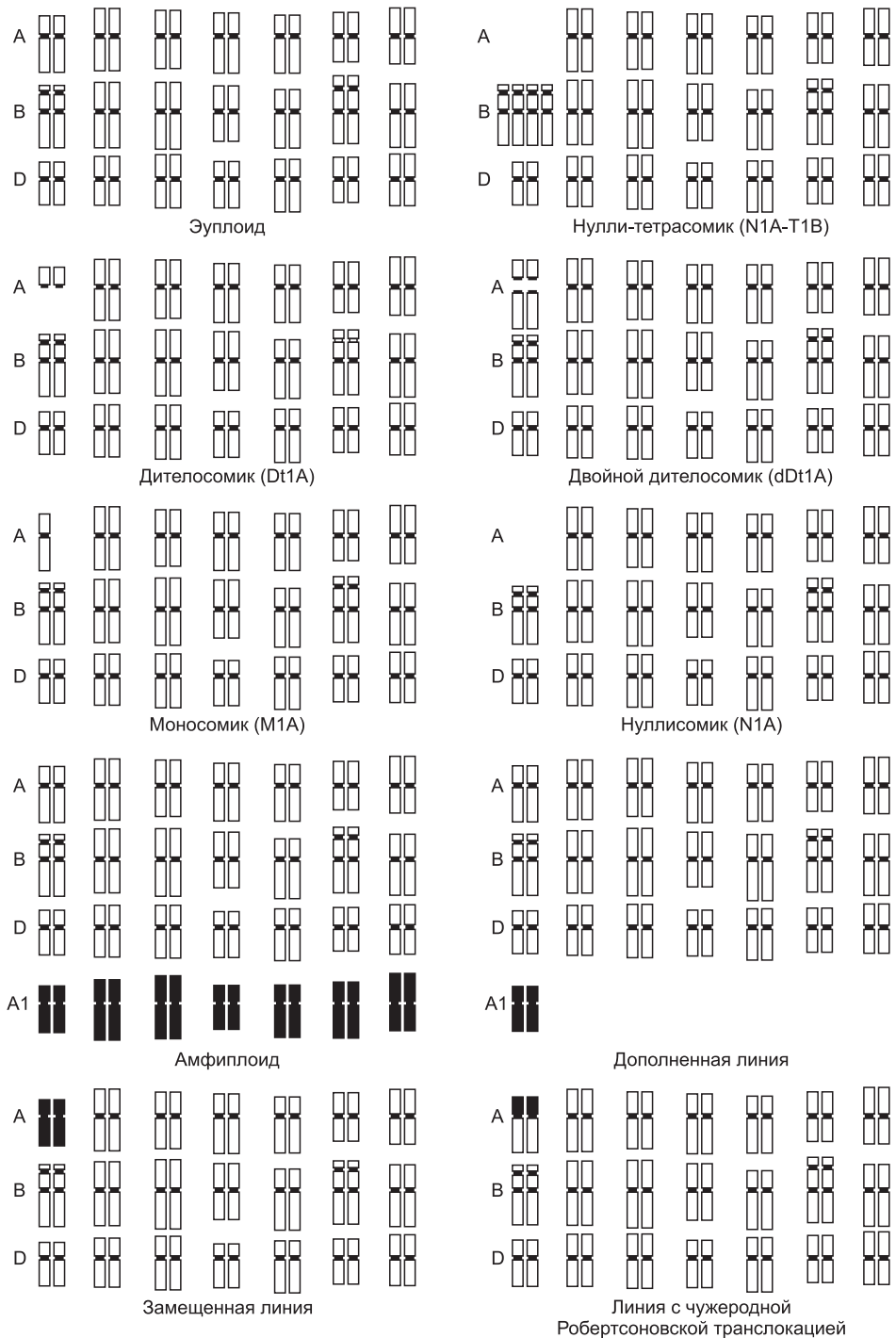


Схема хромосомных линий абберантов мягкой пшеницы (из: [Friebe B. et al., 2002]).

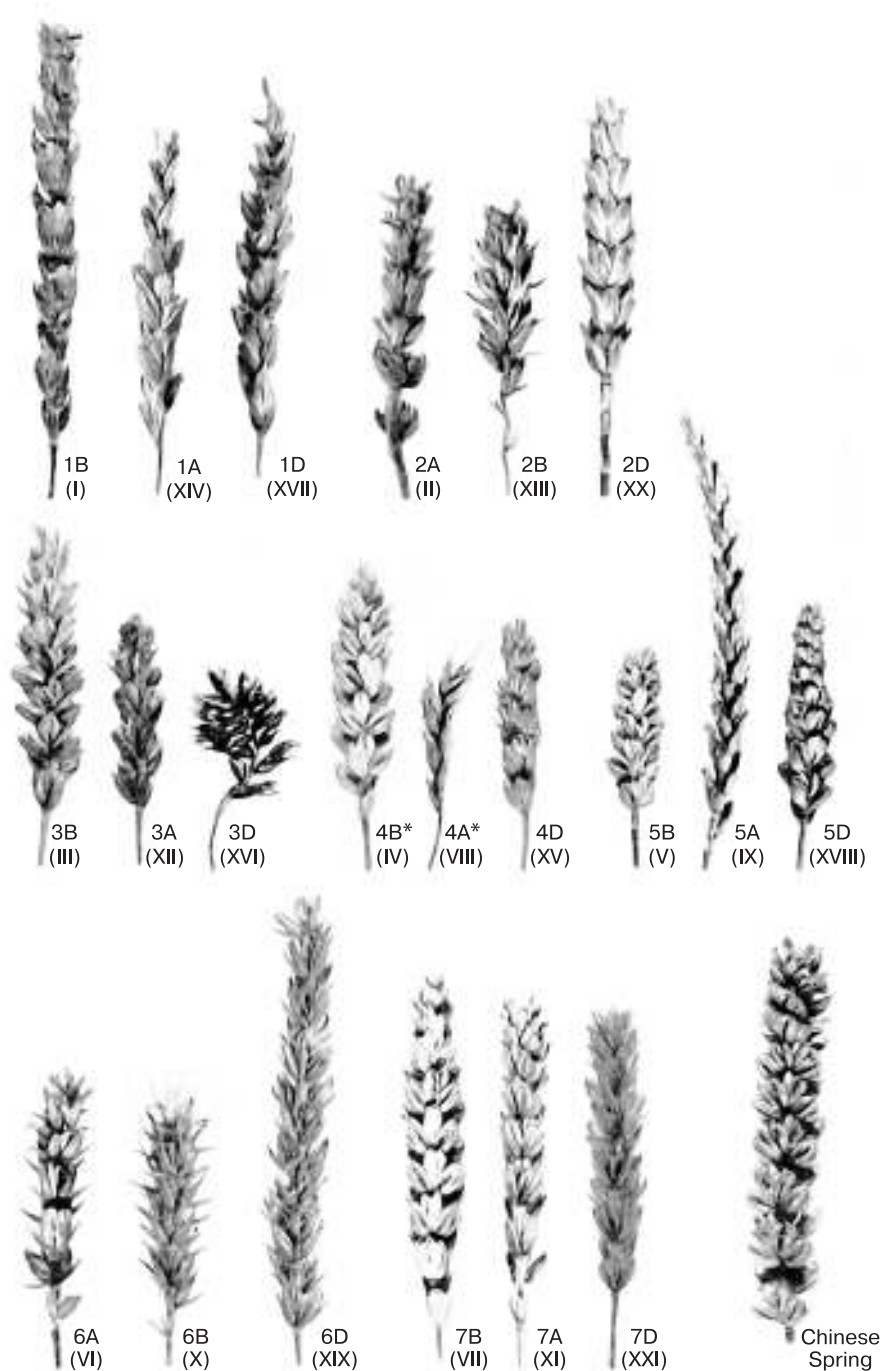


Рис. 1.1. Колосья моносомных растений по 21 хромосоме сорта Chinese Spring (по: [Sears E.R., 1954]).

Нумерация хромосом приведена нами в соответствии с их современным обозначением.

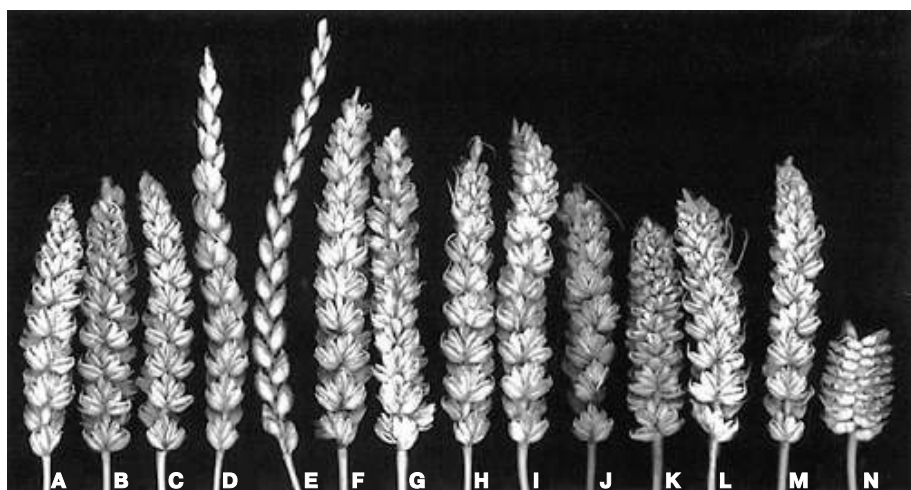


Рис. 1.2. Колосья изогенных линий сорта Chinese Spring:

А – Chinese Spring; В и С – линии с опушенным колосом, гены *Hg* и *Hg^b* соответственно; D и E – линии со спельтоидным колосом, гены *q* и *qb* соответственно; F и G – короткостебельные линии, гены *Rht-B1c* и *Rht-D1c* соответственно; H и I – линии с отсутствием воска на вегетативных и генеративных органах, гены *Iw1* и *Iw2* соответственно; J – линия с черным колосом, ген *Bg-C1*; K, L и M – линии с опушенной колосоножкой, гены *Hp1*, *Hp2* и *Hp3* соответственно; N – линия с компактным опушенным колосом и опушенной колосоножкой, гены *C*, *Hg* и *Hp1* (из: [Tsuji moto H., 2001]).

Таблица 1.1

Хромосомные локализации и источники маркерных генов, использованных Н. Tsujimoto [2001] при создании изогенных линий на сорте Chinese Spring

Маркер- ный ген	Фенотип	Хромосомная локализация	Донор (вид, сорт или образец)
<i>C</i>	Компактный колос	2DL	<i>T. compactum</i> , Elgin
<i>Hg</i>	Опушенный колос	1AS	<i>T. aestivum</i> , Jones Fife
<i>Hg^b</i>	То же	1AS	<i>T. dicoccoides</i> , G25
<i>q</i>	Спельтоидность	5AL	<i>T. spelta</i> var. <i>duhamelianum</i>
<i>qb</i>	То же	5AL	<i>T. dicoccoides</i> , G25
<i>Rht-B1c</i>	Короткостебельность	4BS	<i>T. aestivum</i> , Tom Thumb
<i>Rht-D1c</i>	То же	4DS	<i>T. aestivum</i> , Aibian 1
<i>s1</i>	Сферококкоидность	3DL	<i>T. sphaerococcum</i> , var. <i>rotundatum</i>
<i>hd</i>	Нехuded	4AS	<i>T. aestivum</i> , Norin 26
<i>b2</i>	Безостость	6AL	<i>T. aestivum</i> , Norin 26
<i>Iw1</i>	Отсутствие воска на вегета- тивных и генеративных органах	2BS	<i>T. dicoccoides</i>
<i>Iw2</i>	То же	2DS	<i>Ae. squarrosa</i>
<i>Bg-C1</i>	Черный колос	1DS	<i>Ae. caudata</i> var. <i>polyathera</i>
<i>Hp1</i>	Опушенная колосоножка	4BL	<i>Secale cereale</i>
<i>Hp2</i>	То же	5BS	То же
<i>Hp3</i>	»	6DS	»

Пентаплоидный анализ. В некоторых случаях для локализации признаков у тетраплоидных видов пшениц используется пентаплоидный моносомный анализ [Allan R.E., Vogel A.O., 1960]. При его проведении изучаются гибриды, полученные в результате скрещивания анеуплоидных линий мягкой пшеницы ($2n = 4x = 42$) с образцами тетраплоидных пшениц ($2n = 4x = 28$). Данный метод имеет ряд ограничений. Чаще всего это связано с невозможностью “идентификации” в F_2 гибридов и более старших поколениях потомств моносомных ($2n = 34$) по “нужной” хромосоме растений из моносомного потомства F_1 , а не иных абберрантов. В то же время очень незначительное число анеуплоидных линий, созданных на мягкой пшенице, в своем потомстве дают жизнеспособные нуллисомные растения¹, что не позволяет непосредственно использовать их для локализаций доминантных генов у тетраплоидных пшениц.

Нуллисомный анализ. Метод также разработан E.R. Sears [1953]. В общем случае он является либо частью моносомного анализа, когда используется лишь часть схемы с выделением нуллисомных растений из потомства моносомных, либо нуллисомные растения получают непосредственно от самоопыления. Как в первом, так и во втором случае для проведения генетического анализа с использованием нуллисомных растений применяется схема, представленная на рис. 1.4.

При интерпретации результатов локализации идеология та же, что и при проведении моносомного генетического анализа. Использование большинства нуллисомиков затруднено из-за их низкой жизнеспособности и почти полной стерильности. Фертильны по мужской и женской линиям

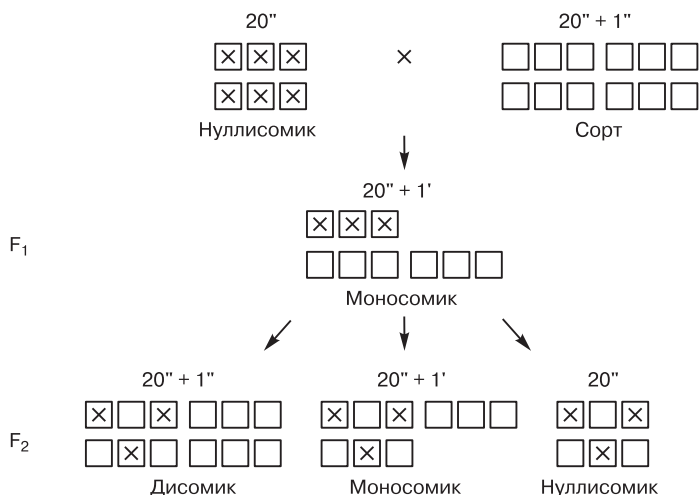


Рис. 1.4. Схема проведения хромосомной локализации с использованием нуллисомных растений.

¹ При этом последние, как правило, стерильны, что не позволяет поддерживать их в нуллисомном состоянии.

Таблица 1.2

**Наличие в линиях с нулли-тетрасомной компенсацией
сорта Chinese Spring чужеродного материала,
делеций и транслокаций (из: [Devos K.M. et al., 1999])**

Линия	Комментарии	JIC	CU
1	2	3	4
Нулли1А-тетра1В	Делеция по 7DL	+	+
Нулли1А-тетра1D		+	
Нулли1В-тетра1А			+
Нулли1В-тетра1D			+
Нулли1D-тетра1А		+	
Нулли1D-тетра1В		+	
Нулли2А-тетра2В	Очень низкая фертильность, поддерживается как моно-тетрасомная линия с последующим выделение в потомстве нулли-тетрасомных растений	+	
Нулли2А-тетра2D	То же	+	
Нулли2В-тетра2А	Стерильна, поддерживается как моно-тетрасомная линия с последующим выделение в потомстве нулли-тетрасомных растений цитологически	+	+
Нулли2В-тетра2D		+	+
Нулли2D-тетра2А			
Нулли2D-тетра2В			
Нулли3А-тетра3В		+	+
Нулли3А-тетра3D		+	+
Нулли3В-тетра3А	То же		+
Нулли3В-тетра3D		+	
Нулли3D-тетра3А			
Нулли3D-тетра3В		+	
Нулли4А-тетра4В		+	+
Нулли4А-тетра4D			
Нулли4В-тетра4А	Очень низкая фертильность	+	
Нулли4В-тетра4D	Несет транслокацию 2AS·5AL	+	+
Нулли4D-тетра4А		+	+
Нулли4D-тетра4В		+	+
Нулли5А-тетра5В		+	+
Нулли5А-тетра5D			
Нулли5В-тетра5А		+	+
Нулли5В-тетра5D	Может нести транслокации вследствие отсутствия гена <i>Ph1</i> , контролирующего запрещение конъюгации гомеологов	+	
Нулли5D-тетра5А	Идентифицирована как нулли6В-тетра6D		+
Нулли5D-тетра5В			
Нулли6А-тетра6В		+	+
Нулли6А-тетра6D		+	
Нулли6В-тетра6А			+
Нулли6В-тетра6D			
Нулли6D-тетра6А	“Нечистый” генофон Chinese Spring	+	+
Нулли6D-тетра6В			
Нулли7А-тетра7В			
Нулли7А-тетра7D			

Окончание табл. 1.2

1	2	3	4
Нулли7В-тетра7А	В генофоне сортов Pilot, Thatcher и Hope	+	+
Нулли7В-тетра7D			
Нулли7D-тетра7А			+
Нулли7D-тетра7В		+	

Примечание. Знак “+” показывает источник полученного материала: JIC – John Innes Centre (Великобритания); CU – Cornell University (США).

всего лишь 10 линий нуллисомиков сорта Chinese Spring, причем из них только линию нулли7В можно поддерживать как стабильную. По другим сортам ситуация с фертильностью нуллисомиков еще хуже.

Использование первичных трисомиков. Первичные трисомные растения ($2n = 43$) имеют лишнюю хромосому. Они получены только на сорте Chinese Spring. Такие линии также используются для установления критической хромосомы для того или иного признака: с их помощью определяют, в какой хромосоме находится ген, его контролирующий. Схема определения критической хромосомы проста. Для рецессивного признака по всем гибридным потомствам трисомных линий, кроме критической, в F_2 гибридов наблюдается расщепление 3:1. По критической линии класс рецессивов в потомстве гибридов составляет меньше одной четверти.

Вторичные трисомики имеют лишнюю хромосому, оба плеча которой идентичны. Такая хромосома получила название “изохромосома”. Отдельные линии с изохромосомами получены по ряду сортов, в том числе и по отечественному сорту Саратовская 29 [Гайдаленок Р.Ф., 1990].

У третичного трисомика дополнительная хромосома состоит из плеч разных хромосом.

Тетрасомный анализ. Линии с добавлением одной и той же пары хромосом получили название “тетрасомные” ($2n = 44$). Тетрасомные линии получены только на сорте Chinese Spring. Из-за нарушений в протекании мейоза они, как и линии первичных трисомиков, обладают пониженной жизнеспособностью и фертильностью. Вследствие нестабильности (из-за нарушений в мейозе трисомики часто возвращаются к дисомному состоянию), поэтому при их использовании требуется постоянно проводить цитологический контроль посредством подсчета числа хромосом. Линии с добавленными хромосомами используются для определения влияния дозы генов на проявление признаков.

Нулли-тетрасомный анализ. Метод является очень эффективным в случае изучения признаков с кодоминантным типом наследования. В случае успешного использования возможна более точная (до плеча хромосомы) локализация с применением линий с тело- ($2n = 40 + t$) или дителоцентрическими ($2n = 40 + t''$) хромосомами. Список наличия в линиях с нулли-тетрасомной компенсацией сорта Chinese Spring чужеродного генетического материала, делеций и транслокаций приведен в табл. 1.2. Эту информацию следует учитывать при использовании данных линий в генетических, цитогенетических и молекулярно-биологических экспериментах.

Таблица 1.3

**Наличие в дителосомных линиях сорта Chinese Spring
чужеродного материала и делеций (по: [Devos K.M. et al., 1999])**

Линия	Комментарии	JIC	CU
Дитело1AS			+
Дитело1AL		+	+
Дитело1BS	Делеция в 7AL	+	+
Дитело1BL		+	+
Дитело1DS			+
Дитело1DL			
Дитело2AS	“Нечистый” генофон Chinese Spring, делеция в 3BS	+	+
Дитело2AL	?		
Дитело2BS	?		
Дитело2BL	Делеция в 4AL	+	+
Дитело2DS		+	+
Дитело2DL	“Нечистый” генофон Chinese Spring, очень низкая фертильность		+
Дитело3AS		+	+
Дитело3AL			+
Дитело3BS	Асинапсис		+
Дитело3BL		+	+
Дитело3DS		+	+
Дитело3DL		+	+
Дитело4AS			
Дитело4AL	В генофоне <i>T. durum</i> / <i>Ae. squarrosa</i>	+	+
Дитело4BS			+
Дитело4DS		+	+
Дитело4DL		+	+
Дитело5AS	?		
Дитело5AL		+	+
Дитело5BS	?		
Дитело5BL	Возможна делеция по 2DS	+	+
Дитело5DS			
Дитело5DL		+	+
Дитело6AS		+	+
Дитело6AL	“Нечистый” генофон Chinese Spring, в материале А.Ж. Lukaszewski в генофоне Chinese Spring		+
Дитело6BS	Делеция по 2BS	+	+
Дитело6BL	Очень низкая фертильность		+
Дитело6DS		+	+
Дитело6DL			+
Дитело7AS		+	+
Дитело7AL			+
Дитело7BS		+	+
Дитело7BL	“Нечистый” генофон Chinese Spring	+	+
Дитело7DS	?		+
Дитело7DL			

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.2; ? – линии не изучались.

Моно- и дителосомные линии. Впервые полный комплект из 42 моно-телосомных линий получили E.R. Sears, L.M.S. Sears [1978]. Центромера при этом является дополнительным маркером. В этом случае мы переходим к комбинированному генетическому анализу с использованием анеуплоидов. Дителосомные ($2n = 40 + t''$) линии используются как продолжение нулли-тетрасомного анализа для установления локализации гена с точностью до плеча. Список наличия в дителосомных линиях сорта Chinese Spring чужеродного генетического материала и делеций приведен в табл. 1.3. Эту информацию также следует учитывать при использовании таких линий в экспериментах. Заметим, что Е.М. Лазарева и Х.С. Айзатулина [1988] показали, что ряд хромосом дителосомных линий (6A β , 1BS и 7DS) различаются рисунками сегментации теломер и плеч, в том числе две линии 4A β и 4BL, – незначительно. Линии 5BS и 2D β лишены интерстициального и теломерного сегментов соответственно. Однако эта работа осталась незамеченной составителями табл. 1.3.

Межсортовое замещение хромосом. При создании полных наборов замещенных линий на базе одного сорта, у которого отдельные пары хромосом замещены соответствующими хромосомами другого сорта (рис. 1.5), полагали, что они позволят оценить эффект отдельных пар хромосом на общем для всех них и постоянном для серии “генетическом фоне” [Unrau J. et al., 1956].

Из-за рекомбинации генов, которая идет по всем хромосомам, кроме той, по которой создается линия, процесс получил название “скрещивание

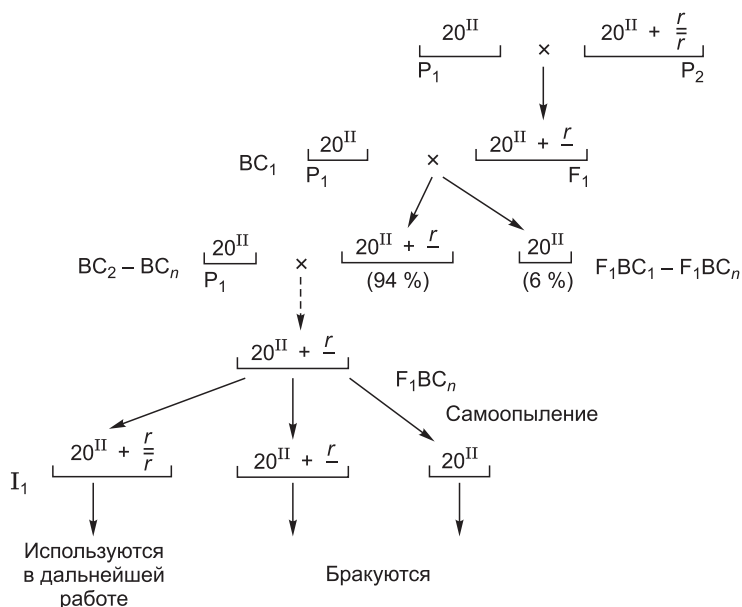


Рис. 1.5. Схема создания замещенных линий мягкой пшеницы с использованием нуллисомного растения (по: [Эллиот Ф., 1961]):

r – хромосома сорта-реципиента; 94 и 6 % – теоретически ожидаемый в потомстве моносомиков процент моно- и нуллисомных растений соответственно.

с ограниченной рекомбинацией”. Данные по локализации с использованием замещенных линий могут рассматриваться только как предварительные и обязательно должны проверяться другими методами генетического, в том числе анеуплоидного, анализа (подробнее см.: [Гончаров Н.П., 1992]). Последнее условие обязательно даже в случае анализа не только количественных, но и качественных признаков.

Использование линий с межгеномным замещением отдельных хромосом. Для проведения хромосомной локализации генов используют также D-геномно-замещенные линии, полученные на сорте Langdon L.R. Jorppa [Jorppa L.R., 1973; Jorppa L.R., Williams N.D., 1988]. Колосья таких линий представлены на рис. 1.6. Видно, что они, в отличие от колосьев моносомных линий (см. рис. 1.1), не имеют явных различий, т. е. заметно не отличаются друг от друга. В то же время линия Langdon 3D-3A имеет белое зерно, что косвенно свидетельствует о расположении гена *R*, контролирующего данный признак в хромосоме 3A.

У растений F_2 гибридов с этими линиями биваленты, образованные нормальной хромосомой и хромосомой с чужеродным замещением, в метафазе I мейоза расходятся и ведут себя как псевдоуниваленты. Вследствие случайного расхождения унивалентов и их элиминации формируются гаметы с разным числом хромосом. В результате пониженной частоты пере-



Рис. 1.6. Колосья геномно-замещенных линий сорта твердой пшеницы Langdon (фото любезно предоставлено к.б.н. Р.Л. Митиной).

носа чужеродной хромосомы, чаще мужскими гаметами (их пониженная конкурентоспособность), в F_2 гибридов происходит отклонение в частотах классов от теоретически ожидаемого расщепления. Наличие таких отклонений можно интерпретировать как доказательство расположения гена в отсутствующей хромосоме (замещенной соответствующей хромосомой другого генома). Используемая идеология соответствует таковой, как при интерпретации результатов экспериментов с использованием линий с транслокациями [Smith J.D., 1963].

Использование дополненных линий. К настоящему времени получен ряд наборов, дополненных хромосомами (рис. 1.7), в том числе и от других родственных пшеницам видов. Изучение дополненных линий позволяет сразу же получить оценки влияния на те или иные признаки этих хромосом и часто исследовать межгенные взаимоотношения у разных видов [Zhang H. et al., 2001].

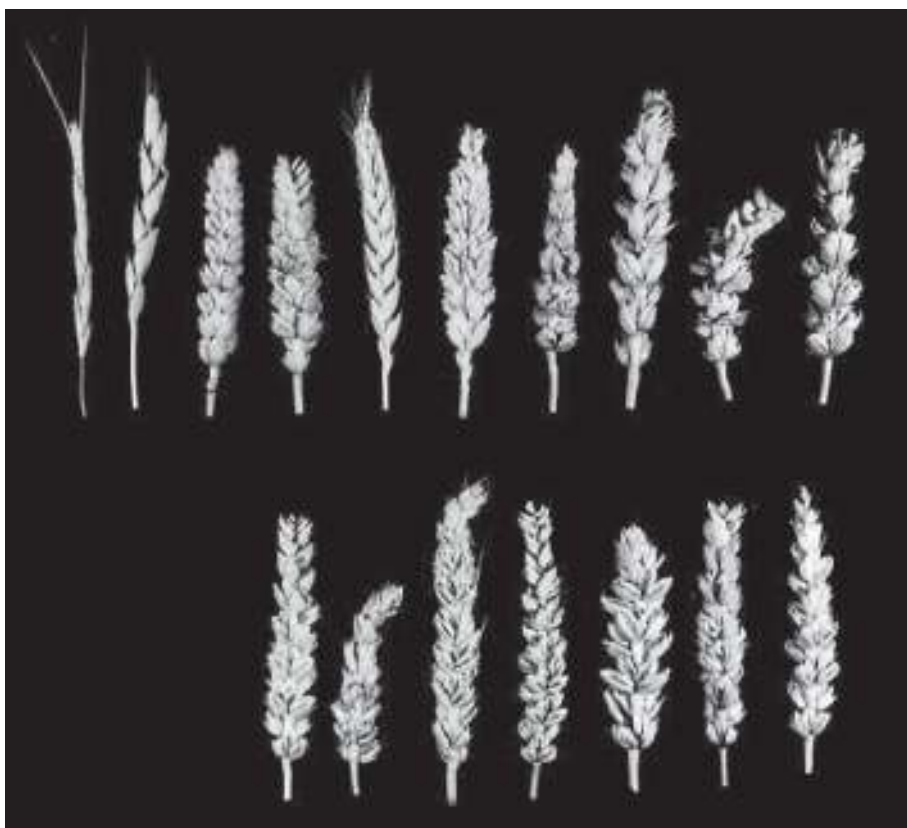


Рис. 1.7. Морфология колоса линий Chinese Spring (CS), дополненных хромосомами *Ae. speltooides* (из: [Friebe B. et al., 2000]).

Слева направо: верхний ряд – *Ae. speltooides*, амфиплоид CS + *Ae. speltooides* (геном BBAADDSS), CS, DA1S, DA2S, MA3S, DA4S, DA5S, DS6S(6A), DA7S; нижний ряд – DtA1SS, DtA2SS, DtA2SL, DtA4SL, DtA5SL, DtA7SS, DtA7SL, где DA – дителосомные, DtA – дителосомные, MA – монотелосомные дополненные линии.

Использование линий с делециями. Линии с делециями получены T.R. Endo [1988] в результате скрещивания сорта мягкой пшеницы Chinese Spring ($2n = 42$, геном BBAADD) с *Ae. cylindrica* Host ($2n = 28$, геном CCDD) и рядом других видов *Aegilops*, обладающих гаметоидными генами Gc, с последующим выделением линий с делециями, появление которых было обусловлено присутствием у гибридов экстрахромосом с этими генами [Faris J.D. et al., 2002]. Нумерация линий с делециями и места разрывов даны согласно T.R. Endo, B.S. Gill [1996] (рис. 1.8). Линии позволяют проводить физическое картирование генов, а также высокодетализированное картирование генома пшеницы в целом (<http://wheat.pw.usda.gov/NSF>).

Тетрапроизводные мягкой пшеницы. Тетраплоидные формы tetraPrelude и tetraThatcher получены P.J. Kaltsikes et al. [1968] от скрещивания сортов мягкой пшеницы Thatcher и Prelude на сорт твердой Stewart 63 с последующим беккроссированием на исходные сорта и выделением в их потомстве растений с $2n = 28$. При получении первой формы авторы беккроссировали ее сортом мягкой пшеницы пять раз, второй – три раза. Завязываемость у тетрапроизводных мягкой пшеницы уменьшается в ряду tetraPrelude, tetraThatcher, tetraResque, tetraСапатовская 29 [Терновская Т.К., 1979].

Значительный успех в локализации генов, контролирующих качественные признаки [Sears E.R., 1944, 1954; Morris R., 1959–1982], и влияние отсутствия определенных хромосом на признаки роста и продуктивности [Sears E.R., 1944, 1954; Morris R., 1959–1982], как ни странно, не привели к широкому распространению методов анеуплоидного анализа в генетических исследованиях: опубликованные в середине прошлого века сводки работ по генетике пшеницы E.R. Ausemus et al. [1946] и “Rules...” [1954] суммарно содержат более 300 работ, каталог Р. МакИнтоша с добавлениями на 2011 г. включительно [McIntosh R.A. et al., 2008–2011], всего в 13 раз больше (около 3956). Основные локализации качественных признаков приведены в табл. 1.4.

В настоящее время существует не так уж много задач, которые могли бы быть успешно решены с использованием методов анеуплоидного генетического анализа. При создании анеуплоидных линий была перспектива их использования в том или ином виде в селекционном процессе [Майстренко О.И., 1972]. Однако на сегодняшний день таких задач практически нет. Поэтому необходимы усилия для того, чтобы сохранить уже созданные многолетним трудом анеуплоидные линии до тех времен, когда появятся задачи, которые можно будет успешно решать с их использованием.

Хромосомные технологии в сравнительной генетике пшениц. Разработка методов дифференциального окрашивания хромосом растений (С- и N-бэндинга) существенно расширила возможности применения кариологического анализа в эволюционных исследованиях пшеницы и ее сородичей [Friebe B. et al., 1987; Дедкова О.С. и др., 2004]. Проводимый с их использованием анализ распределения гетерохроматина в хромосомах важен не только для понимания их структуры, но и выяснения дифференциации геномов пшениц и филогенетических взаимоотношений между их видами

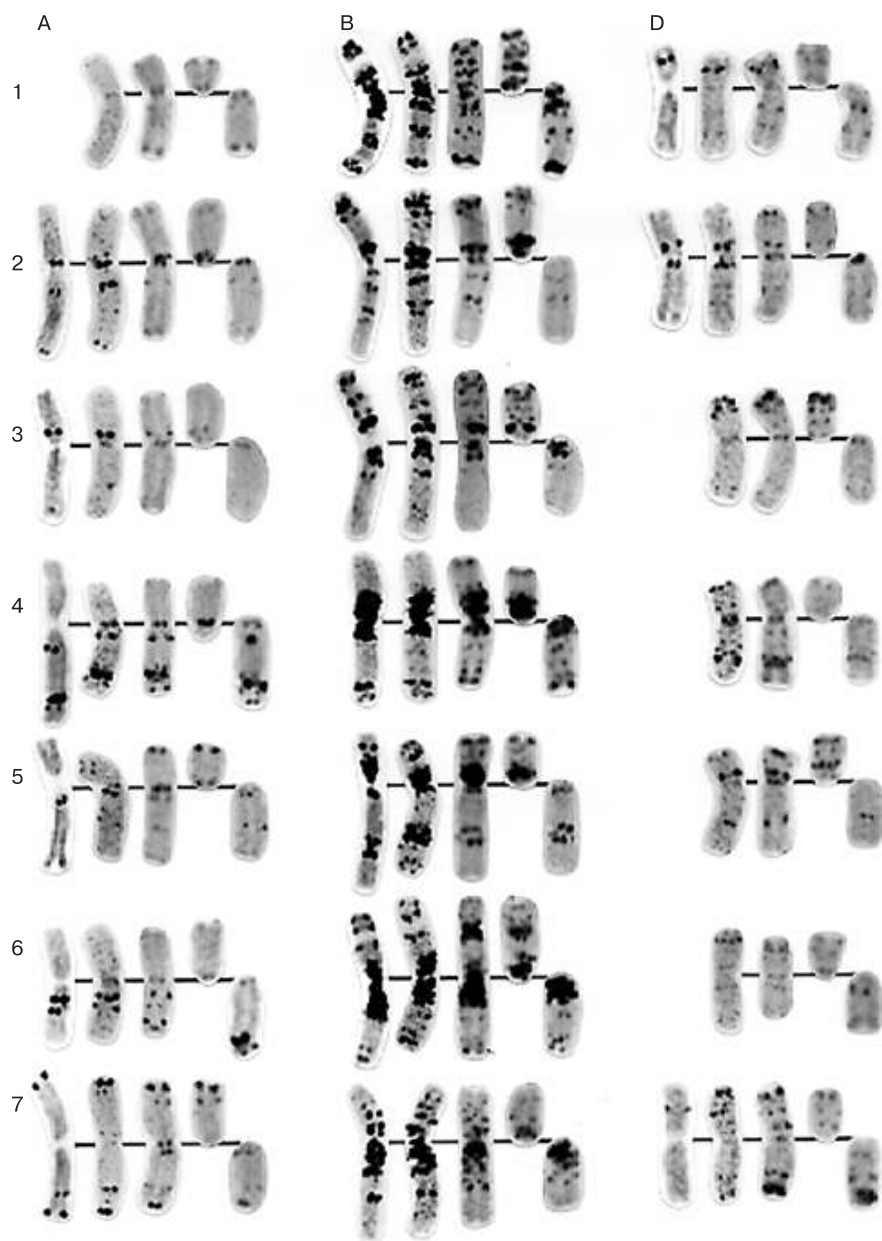


Рис. 1.8. Диаграмма хромосом линий Chinese Spring с делециями при С-окрашивании (из: [Gill B.S. et al., 1991] по: [Endo T.R., Gill B.S., 1996]).

Таблица 1.4

**Основные локализации качественных признаков у гексаплоидных пшениц
(по данным литературы)**

Ген	Хромосома	Признак	Источник	Использование в селекции или распространенность
1	2	3	4	5
<i>α-amy</i>	6AL–6DL	α-амилазная активность	Белозерные сорта	У белозерных сортов
<i>β-amy</i>	5AL, 4DL	β-амилазная активность	Federation	?
<i>B1</i>	5AL	Безостость	Timstein	Широкое
<i>B2</i>	6BL	То же	Chinese Spring	То же
<i>Bg</i>	1A	Черная окраска колоса	Indian	У твердых пшениц
<i>Bla</i>	1A	Черная окраска остей	–	То же
<i>Bs</i>	5D	Ингибитор базальной стерильности у спельтоидов	–	У большинства сортов мягкой пшеницы
<i>Bt1–Bt10</i>		Устойчивость к пыльной головне	–	–
<i>C</i>	2DL	Компактный колос	Вид <i>T. compactum</i>	Англия
<i>Cc</i>	7B	Шоколадный цвет чешуи	Мутант Langdon	?
<i>Ch1–Ch2</i>	2A 3DL	Гибридный хлороз	<i>Ch1</i> – Khapli <i>Ch2</i> – <i>T. vavilovii</i>	Очень широкое Редкое
<i>Cn</i>	7AL–7DL	Хлорина	–	То же
<i>Cre</i>		Устойчивость к <i>Heterodera avenae</i>	–	–
<i>Crr</i>	5BL	Устойчивость к <i>Cochliobolus sativus</i>	Cadet	?
<i>D1–D4</i>	2DS, 2BL, 4A*L 2DL (соответственно)	Гибридная карликовость	<i>D1</i> – Big Club <i>D2</i> – Redman <i>D3</i> – Timstein, <i>D1</i> <i>D4</i> – Cheyenne, <i>D2</i>	? ? ? ?
<i>Dn</i>	7DL	Устойчивость к <i>Diuraphis noxia</i>	–	–
<i>Gli</i>	1 и 6 гомеологические группы	Глиадины	–	–
<i>Glo</i>	То же	Глобулины	–	–
<i>Glu</i>	»	Глютенины	–	–
<i>Ha</i>	5DS	Твердозерность	Cheyenne, Hope	Широкое
<i>H1–H19</i>		Устойчивость к гессенской мухе	–	–
<i>Hd</i>	4A*S	Худет	Chinese Spring	Китай
<i>Hg</i>	1AS	Опушенность колосковых чешуй	Prelude	Редкое
<i>Hl</i>	4B*L	Опушение листа	Саратовская 29	Широкое

Сравнительная генетика признаков у пшениц и их сородичей

Продолжение табл. 1.4

1	2	3	4	5
<i>Hn</i>	5AL	Опушение узлов стебля	Velvet Node	Широкое
<i>Hp</i>	5R	Опушение цветоножки	<i>Secale cereale</i>	Не используется
<i>Hs</i>	?	Опушение влагалища листа	Бабило, Киляк, монгольские местные	?
<i>Ki</i>	6BL	Киллеры пыльцы	<i>Ki</i> – CS, Mentana, <i>ki</i> – Timstein, Gabo	?
<i>kr1</i>	5BL	Скрещиваемость с рожью	Chinese Spring, <i>kr2 kr3</i>	Широкое
<i>kr2</i>	5AL	То же	Chinese Spring, <i>kr1 kr3</i>	То же
<i>kr3</i>	5D	»	Chinese Spring	?
<i>lg1–lg2</i>		Безлигульность	Elligulate W1342	Памир
<i>Lr1–Lr49</i>		Устойчивость к листовой ржавчине	–	–
<i>ms1</i>	4B*	Мужская стерильность	Pugsley's Male Sterile Line	Редкое
<i>ms2</i>	4DS	То же	Taigu = Line 223	Более частое
<i>ms3</i>	5AS	»	Производные Chris	?
<i>Ne1–Ne2</i>	5BL 2BS	Гибридный некроз	<i>Ne1</i> – Prelude <i>Ne2</i> – Vakka	Яровые Азии Озимые Европы
<i>P</i>	7A	Удлиненная чешуя	Вид <i>T. polonicum</i>	–
<i>P2</i>	7B	То же	Вид <i>T. israhanicum</i>	–
<i>Pbc</i>	3B	Псевдочерная чешуя	Норе, полбы	?
<i>Pc</i>	7B	Пурпурная соломина	Норе	?
<i>Ph1</i>	5BL	Конъюгация гомеологов	<i>Ph</i> -мутант	–
<i>Pm1–Pm28</i>		Устойчивость к мучнистой росе	–	–
<i>Pp</i>	7B	Пурпурный перикарп	<i>T. aethiopicum</i>	Кормовые сорта
<i>Ppd1</i>	2DL	Реакция на фотопериод	Sonora 64	Приэкваториальная зона
<i>Ppd2</i>	2BS	То же	Sonora 64	–
<i>Ppd3</i>		»	Sonora 64	Широкое
<i>q (K)</i>	5AL	Спельтоидность	Вид <i>T. spelta</i>	?
<i>R1</i>	3DL	Красная окраска зерна	Chinese Spring	Широкое
<i>R2</i>	3AL	То же	Red Bobs	То же
<i>R3</i>	3B	»	Kharkow, <i>R1</i>	»
<i>Ra</i>	2D	Красная окраска ушек	Kenya 58	»

Продолжение табл. 1.4

1	2	3	4	5
<i>Rc1</i>	7A	Пурпурный колеоптиль	Норе, <i>Rc2</i>	Широкое
<i>Rc2</i>	7BS	То же	Норе, <i>Rc1</i>	То же
<i>Rc3</i>	7D	»	Мироновская 808	»
<i>Rg1</i>	1BS	Красная окраска колоса	Red Egyptian	»
<i>Rg2</i>	1DL	То же	Синтетик с <i>Ae. squarrosa</i>	Не использу- ется
<i>Rf1</i>	1A	Восстановление фертильности	Производные <i>T. timopheevii</i> и <i>Ae. squarrosa</i>	?
<i>Rf2</i>	7D	То же	<i>T. timopheevii</i>	?
<i>Rf3</i>	1B	»	<i>T. spelta</i>	?
<i>Rf4</i>	6B	»	Те же, что и для	—
<i>Rf5</i>	6D	»	<i>Rf1</i> и <i>Rf2</i>	
<i>Rht1</i>	4B*	Коротко- стебельность	Norin 10	Широкое
<i>Rht2</i>	4DS	То же	Тот же	То же
<i>Rht3</i>	4B*	»	Nom Thumb	Не использу- ется
<i>Rht4</i>	?	»	Burt M937	То же
<i>Rht5</i>	?	»	Marfed M1	»
<i>Rht6</i>	?	»	Burt	Вероятно, широкое
<i>Rht7</i>	2A	»	Bersée Mutant	Не использу- ется
<i>Rht8</i>	2DL	»	Mara, Sava	Европа
<i>Rht9</i>	7BS	»	Mara, <i>Rht8</i>	То же
<i>Rht10</i>	4DS	»	Ai-bian 1	Не определено
<i>Rht11</i>	?	»	Карлик 1	Краснодар
<i>Rht12</i>	5AL	»	Karcag 522M7K	Не определено
<i>Rht13</i>	?	»	Magnif 41M1	То же
<i>Rht14</i>	?	»	Castelporziano	Редкое
<i>Rht15</i>	?	»	Durox	Перспективно
<i>Rht16</i>	?	»	Edmore M1	То же
<i>Rht17</i>	?	»	Chris M1	Не определено
<i>Rht18</i>	?	»	Icaro	Перспективно
<i>Rht19</i>	?	»	Vic M1	То же
<i>Rht20</i>	?	»	Burt M860	»
<i>Rhr(S)</i>	?	»	Saitana 27	—
<i>Rht(K)</i>	?	»	Краснодарская 1	Краснодар
(<i>Rht8</i>)	2B	»	Скороспелка 35	То же
(<i>Rht9</i>)	2D	»	Скороспелка 35	»
(<i>Rht10</i>)	7A	»	Казахстанская 126	Казахстан
<i>s1</i>	3DL или 3DS	Округлозерность	<i>T. sphaerococcum</i>	Индия, Пакистан
<i>Sr1–Sr37</i>		Устойчивость к стеблевой ржавчине	—	—

Окончание табл. 1.4

1	2	3	4	5
<i>T</i>	1AS	Одностебельность	Israel unculm 494	?
<i>Tg</i>	2D	Твердая чешуя	Tc + <i>Ae. squarrosa</i> RL 5571	Не используется
<i>Ut</i>		Устойчивость <i>Ustilago tritici</i>		
<i>v1</i>	3B	Вирицент	Viridis 508	
<i>v2</i>	3A	То же	Neatby's Virescent	
<i>Vrn-A1</i>	5AL	Яровой тип развития	Kolben	Широкое
<i>Vrn-B1</i>	5B	То же	Festiguay	То же
<i>Vrn-D1</i>	5DL	»	Mentana	»
<i>Vrn4</i>	5DL	»	Triple Dirk F	?
<i>Vrn5</i>	7BS	»	Chinese Spring/ 7B Hope	Не используется
<i>W1¹</i>	2BS	Безвосковость	Тетраплоиды	В засушливых регионах
<i>W2¹</i>	2DS	То же	<i>Ae. squarrosa</i>	?
<i>w</i>	2BS	»	Salman, Mentana	?
<i>Yr1-Yr25</i>		Устойчивость к желтой ржавчине		

Примечание. *Rht* приведены из S.F. Konzak [1987] с добавлениями; *Rht8-Rht9* – из [Алиев Э.Б. и др., 1982]; *Rht10* – из [Шулембаева К.К., 1985]; локализация других генов приведена в основном из [McIntosh R. et al., 2008]. С 1988 г. хромосомы переобозначены: 4A – 4B^{*}; 4B – 4A^{*} [Naranjo T. et al., 1988]. После названия сорта дан ген(-ы), также влияющие на проявление этого же признака и идентифицированные у него; Tc – tetraCanthacht; ? – локализация не определена.

В таблице и везде далее в тексте звездочка после хромосом 4A и 4B означает, что они приведены в соответствии с результатами работы T. Norajo et al. [1988] и рекомендациями 7-го Международного пшеничного генетического симпозиума (Cambridge, 1988). Однако, как показали исследования с использованием микросателлитов, все короткое плечо и часть длинного плеча хромосомы 4A^{*} и сегмент длинного плеча хромосомы 4B^{*} происходят от *T. urartu*, в то время как длинное плечо хромосомы 4A^{*} несет сегмент от *Ae. speltoides* [Vasu K. et al., 2001].

[Бадаева Е.Д., 2000; Hadlaczky G., Belea A., 1975]. Считается, что как генетический маркер хромосомные бэнды полезны и в селекционных программах. Хромосомы, относящиеся к одному элементарному геному, как правило, сходны по содержанию хроматина и характеру распределения бэндов, и эти особенности с некоторыми изменениями сохраняются как в диплоидных [Friebe B. et al., 2000], так и полиплоидных формах [Бадаева Е.Д., 2000; Friebe B., Gill B.S., 1994]. Тем не менее подробная информация по структуре геномов пшениц, дифференциации и взаимоотношения диких и культурных диплоидных и полиплоидных пшениц по-прежнему явно недостаточна для решения многих вопросов филогении и эволюции видов пшениц и прикладных исследований. Изучение числа и формы хромосом, использование техники N-бэндинг у пшеницы [Jewel D.C., Mujeeb-

Kazi A., 1983], равно как и С-бэндинг у ячменя [Linde-Laursen I., 1979, 1981, 1982], показало, что большие проксимальные участки хромосом наследуются как нерекombинирующие (т. е. в них не образуются хиазмы). Позднее это было подтверждено и при изучении сцепления генов у мягкой пшеницы [Dvořák J., Chen K.S., 1984; Snape J. et al., 1985]. Эти результаты означают, что рассматриваемые части хромосом не поддаются обычной рекомбинации и не могут быть использованы для проведения исследований по изучению рекомбинации (сцепления) расположенных в них генов.

Одной из наиболее интенсивно развиваемых в последнее время хромосомных технологий является геномная гибридизация *in situ*. Гибридизация *in situ* является прямым методом локализации последовательностей ДНК на хромосомах и позволяет не только идентифицировать гомологичность хромосом или их участков, но и определить степень их дивергенции [Heslop-Harrison J.S., Schwarzacher T., 1996]. Метод основан на способности денатурированных молекул ДНК, наносимых на цитологический препарат, образовывать дуплексы с гомологичными цепями ДНК хромосом. Особенно расширила возможности анализа отдельных хромосом и их сравнения разработка способов флуоресцентной детекции сигнала – Fluorescence *in situ* hybridization (FISH), поскольку ее важным преимуществом является возможность локализации на одном препарате одновременно нескольких ДНК-зондов (рис. 1.9, А, Б, Г, Е).

Современные технологии с использованием меченных флуорохромами последовательностей ДНК и последующей их гибридизацией на хромосомах позволяют получить дополнительную информацию о сходстве геномов различных видов, а также расширить возможности геномного анализа. Геномная *in situ* гибридизация (genomic *in situ* hybridization, GISH) – метод, основанный на гибридизации меченой суммарной ДНК одного вида на цитологические препараты другого вида или межвидового гибрида, широко используется для оценки степени гомологии геномов. Данный метод служит уникальным подходом изучения процесса становления геномов полиплоидных видов и выявления степени их родства, анализа интрогрессии чужеродного генетического материала и локализации точек разрывов при межгеномных транслокациях у отдаленных гибридов (см. рис. 1.9, В).

Молекулярно-генетические методы. Уровень молекулярно-генетического полиморфизма у гексаплоидных пшениц по сравнению с другими видами низок [Song Q.L. et al., 2002], особенно это касается различий между коммерческими сортами пшеницы [Langridge P. et al., 2001]. Не в последнюю очередь это обусловлено размером генома мягкой пшеницы ($17 \cdot 10^9$ bp), который почти в 10 раз больше генома кукурузы и в 100 раз – арабидопсиса и характеризуется очень высоким содержанием повторяющейся ДНК (>80 %) [Smith D.B., Flavell R.B., 1975]. Такие размеры генома и его структура делают пшеницу довольно сложным объектом для молекулярно-генетического изучения, что в свою очередь ограничивает широкое использование RFLP (restriction fragment length polymorphism) и RAPD (random amplified polymorphic DNA) маркеров [Chao S.P. et al., 1989; Sun G.L. et al., 1998] и обуславливает получение огромных объемов слож-

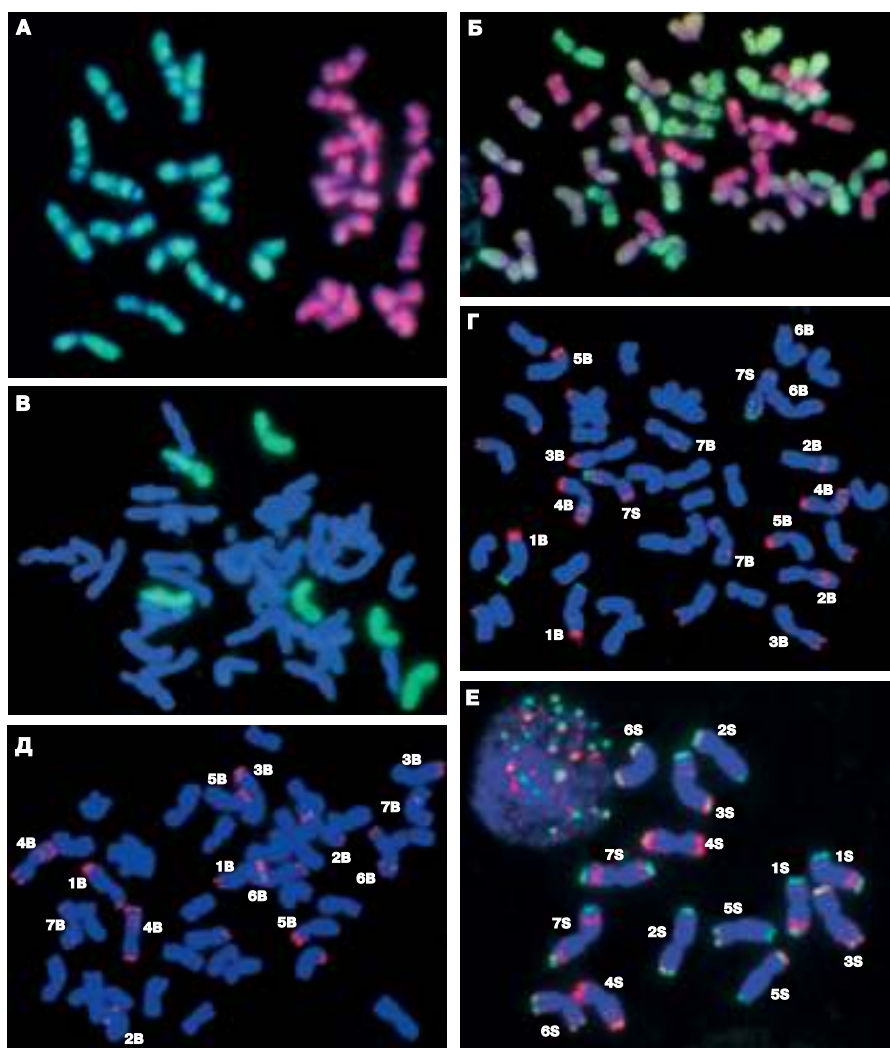


Рис. 1.9. Использование FISH и GISH методов:

А – FISH на митотических метафазных хромосомах *Ae. speltoides* и *Ae. tauschii*. Комбинация зондов: ВАС-клон 2383А24 (зеленый), ДНК *Ae. tauschii* (красный) (из: [Salina E.A. et al., 2011]); Б – FISH на митотических метафазных хромосомах *T. aestivum*, сорт Chinese Spring. Комбинация зондов: ВАС-клон 2383А24 (зеленый), ДНК *Ae. tauschii* (красный) (из: [Salina E.A. et al., 2011]); В – GISH с меченой ДНК ячменя *Hordeum marinum* (зеленый) на митотических метафазных хромосомах одной из гибридных линий *H. marinum* subsp. *gussoneanum* × *T. aestivum* (по: [Трубачева и др., 2008]); Г – FISH на митотических метафазных хромосомах одной из интрогрессивных линии *T. aestivum*, сорт Родина × *Ae. speltoides* к-389 с зондами Spelt1 (зеленый) и рSc119.2 (красный) (фото линии, описанной в статье Е.А. Салина и др. [2008], любезно предоставлено к.б.н. И.Г. Адониной); Д – FISH на митотических метафазных хромосомах *T. aestivum*, сорт Родина с зондами Spelt1 (зеленый) и рSc119.2 (красный) (по: [Адолина И.Г. и др., 2012]); Е – FISH на митотических метафазных хромосомах *Ae. speltoides* к-389 с зондами Spelt1 (зеленый) и рSc119.2 (красный) (по: [Адолина И.Г. и др., 2012]).

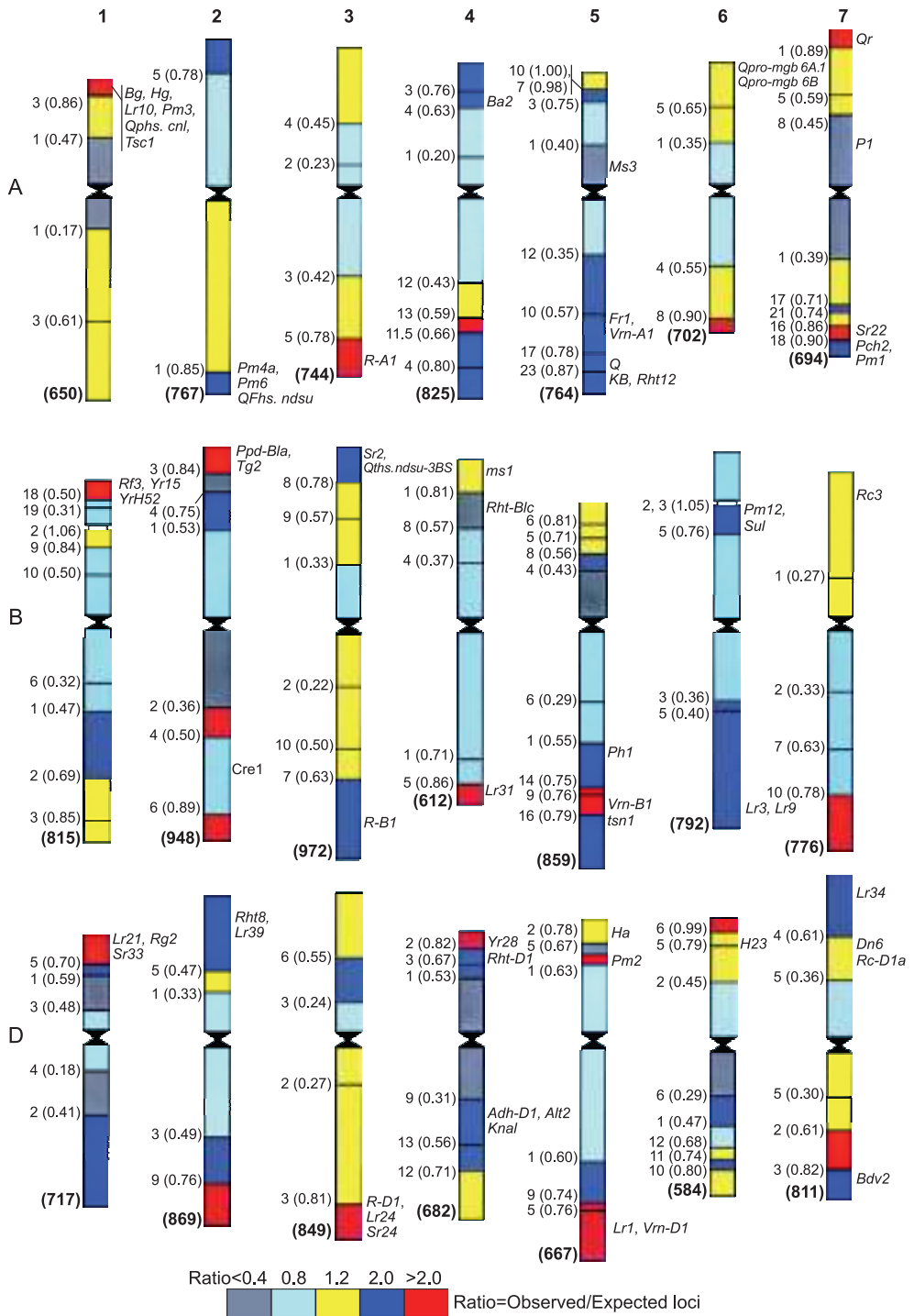


Рис. 1.10. “Плотность” генов в разных частях хромосом мягкой пшеницы (соотношение наблюдаемых к числу ожидаемых локусов) (по: [Qi L.L. et al., 2004]): Значение <1 (серый и светло-голубой) указывает на низкую плотность генов; >1 – высокую плотностью генов (желтый, синий и красный). Цифры слева – порядковые номера линий с делециями, в скобках – значения FL для каждой из них. Цифры в скобках внизу каждой хромосомы, выделенные жирным шрифтом, – общее число EST-локусов для данной хромосомы. Гены, контролирующие функциональные признаки, даны справа курсивом.

но интерпретируемой информации. Ограничения в использовании RFLP- и RAPD-маркеров обусловили поиск других систем. С использованием PCR-маркерных систем: микросателлитных (SSR – simple sequence repeat) ДНК-маркеров, имеющих высокий уровень полиморфизма [Röder M.S. et al., 1998], и AFLP (amplified fragment length polymorphism), часть ограничений удалось преодолеть. Однако до настоящего времени поиск маркеров, сцепленных с хозяйственно важными признаками, представляет определенную трудность [Langridge P. et al., 2001]. Это затрудняет использование эффективных методов селекции с использованием молекулярных маркеров, интенсивно разрабатываемых на других культурах [Tester M., Langridge P., 2010]. Как показал ряд специально предпринятых исследований, RAPD-маркеры позволяют успешно проводить филогенетические исследования пшениц и их диких сородичей и выявлять межвидовые и межродовые отличия, в то время как SSR – изучать только межсортовой полиморфизм [Guadagnuolo R. et al., 2001].

Геномы пшениц также различаются по выявляемой степени полиморфизма. Наименее полиморфен геном D [Chalmers K.J. et al., 2001]. Однако использование микросателлитов, вероятно, позволяет проводить исследования и по нему [Pestsova E. et al., 2000].

Функционально значимые гены распределены по хромосомам неравномерно: значительное большинство из них расположено на дистальных концах хромосом (рис. 1.10).

Для филогенетических исследований диплоидных пшениц и эгилопсов перспективно использование ретротранспозонов [Беляев А.А., 2009; Belyayev A. et al., 2010; Konovalov F.A. et al., 2010; Sergeeva E. et al., 2010; и др.]² и для определения доноров цитоплазмы – анализ кодирующих [Hirosawa S. et al., 2004; Golovnina K.A. et al., 2007; Bordbar F. et al., 2011] и некодирующих [Borsch Th., Quandt D., 2009] районов хлоропластной ДНК (рис. 1.11).

В США, Канаде, Великобритании, Франции и Австралии организованы большие дорогостоящие программы по изучению геномов пшениц.

Другая серьезная проблема использования ДНК-маркеров связана с попытками картирования признаков с неизвестным генетическим контролем (см., например: [Simonetti M.C. et al., 1999] или [Khlestkina E. et al.,

² Возможности и ограничения использования ретротранспозонов при анализе генетического разнообразия растений см. в обзоре R. Kalendar [2011].



1.2. ПРИЗНАКИ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ МОРФОЛОГИЮ КОЛОСА

40

Рис. 1.12. Колос мягкой пшеницы.

телей, контролируются небольшим числом генов [Swaminathan M.S., Rao M.V.P., 1961]. Основными генами, контролирующими хорошо различимые морфологические отличия между гексаплоидными видами пшениц, являются: ген *K* (чтобы не вносить дополнительную путаницу, в ряде случаев мы вынуждены вернуться к обозначению генов, используемому А.Е. Watkins, S. Ellerton [1940], вместо предложенного позднее J. MacKey [1954] символа *q*), обуславливающий спельтоидность колоса (рис. 1.13, В). Его рецессивная аллель *k* детерминирует нормальную форму колоса, легкий обмолот и “нежесткость” колосковой чешуи; символы доминантности–рецессивности

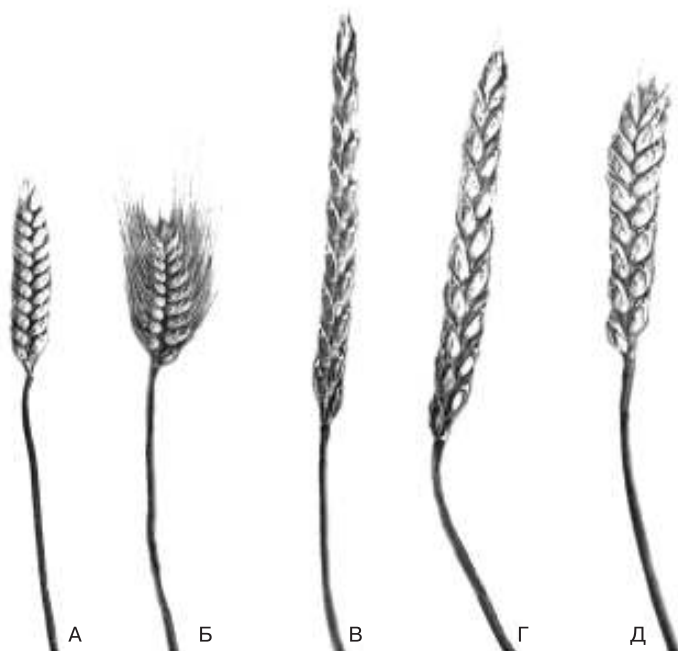
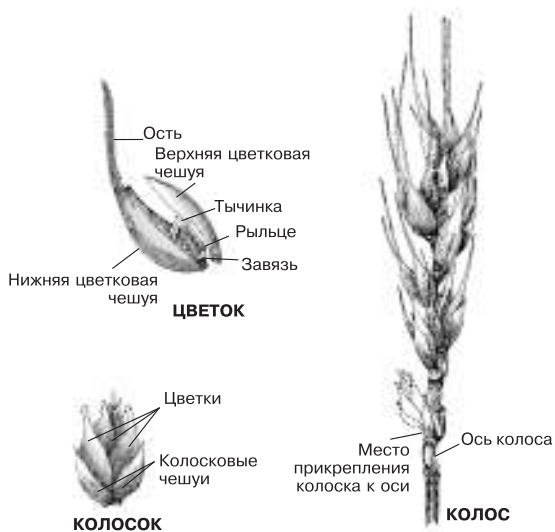


Рис. 1.13. Форма колоса гексаплоидных видов пшениц.

А – *T. sphaerococcum*; Б – *T. compactum*; В – *T. spelta*; Г – *T. aestivum* (норма); Д – *T. aestivum* (скверхед).

признака “спельтоидность” приведены в соответствие с полученными нами данными (подробнее см. ниже)); ген *c* и его доминантная аллель *C*, обуславливающие соответственно нормальную (рис. 1.13, Г) и компактную формы колоса (рис. 1.13, Б); ген *S* и его рецессивная аллель *s*, обуславливающие соответственно удлинненную (рис. 1.13, Г, Д) и округлую (рис. 1.13, А) форму зерновки. Генотипы гексаплоидных видов пшениц по данным генам описаны М.С. Swaminathan, М.В.Р. Rao [1961] следующим образом (табл. 1.5).

Таблица 1.5

Генотипы и фенотипы гексаплоидных видов пшеницы и их генетический контроль (из: [Swaminathan M.S., Rao M.V.P., 1961], с дополнением по: [Goncharov N.P., 2011])

Гексаплоидный вид	Морфология колоса	Генотип
<i>T. spelta</i> L.	Спельтоидный (<i>q</i>), некомпактный (<i>c</i>), норма (<i>S</i>), неветвистоколосый (<i>v</i>)	<i>KK(qq)* cc SS vv</i>
<i>T. macha</i> Dek. et Men.	Спельтоидный (<i>q</i>), компактный (<i>C</i>), норма (<i>S</i>), неветвистоколосый (<i>v</i>)	<i>KK(qq)* CC** SS vv</i>
<i>T. vavilovii</i> Jakubz.	Спельтоидный (<i>q</i>), некомпактный (<i>c</i>), норма (<i>S</i>), ветвистоколосый (<i>V</i>)	<i>KK(qq)* cc SS VV</i>
<i>T. compactum</i> Host	Неспельтоидный (<i>Q</i>), компактный (<i>C</i>), норма (<i>S</i>), неветвистоколосый (<i>v</i>)	<i>kk(QQ)* CC SS vv</i>
<i>T. aestivum</i> L.	Неспельтоидный (<i>Q</i>), некомпактный (<i>c</i>), норма (<i>S</i>), неветвистоколосый (<i>v</i>)	<i>kk(QQ)* cc SS vv</i>
<i>T. sphaerococcum</i> Perciv.	Неспельтоидный (<i>Q</i>), компактный (<i>C2</i>), круглозерная (<i>s</i>), неветвистоколосый (<i>v</i>)	<i>kk(QQ)* CC*** ss vv</i>

* Чтобы не вносить дополнительную путаницу, аллельное состояние гена *Q* не приведено в соответствие с полученными нами данными. Генная символика нами возвращена к ранее принятой (символам *K/k*), так как в этом случае нет необходимости выяснять доминантность–рецессивность *Q* гена. Более того, ген *K*, контролирующий спельтоидность *T. spelta*, обуславливает и пленчатость у этого вида. Однако так как символами *K/k* обозначалось наличие–отсутствие кия, при описании результатов своих исследований мы будем иногда использовать временный символ *Q/q*. М. Feldman [2001] добавляет в эту схему ген *Tg* (*tenacious glumes*), локализованный в 2DS [Kerber E.R., Rowland G.G., 1974]. Однако до настоящего времени наличие этого гена у пленчатых пшениц, кроме синтетика *tetraCanthacht* + *Ae. squarrosa* и других рукотворных амфилоидов, никем не выявлено.

** Интересно заметить, что М. Feldman [2001] указывает на возможность существования у *T. macha* образцов как с доминантным, так и рецессивным геном *C*. Хотя М.С. Swaminathan [1966], ссылаясь на свои неопубликованные данные, отмечает, что компактный тип колоса у *T. macha* обусловлен иным, чем доминантный ген *C*, геном.

*** Ген, контролирующий компактность у *T. sphaerococcum*, не аллелен гену *C* *T. compactum* [Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 2005]. Мы обозначили первый символом *C2*. Происхождение доминантных генов *C* у *T. compactum* и *C2* у *T. sphaerococcum* неясно, так как у донора генома *D* гексаплоидных пшениц *Ae. squarrosa* (синоним *Ae. tauschii*) формы с компактным колосом не обнаружены [Goncharov N.P. et al., 2002].

Исходя из этой простой системы различия гексаплоидных видов пшениц по нескольким главным генам, ряд исследователей полагают, что она дает им основание объединить эти виды в один – *T. aestivum* L. em Thell.,³ выделив остальные в качестве подвидов [MacKey J., 1966; МакКей Дж., 1968, 1989; Моррис Е.Р., Сирс Э.Р., 1970; Slageren M.W. van, 1994; и др.]. Однако такое деление создает ряд значительных трудностей, которые мы подробно рассмотрим ниже (см. разд. 4.1). По этим признакам любой из культурных видов пшениц, как то *T. monoccum*, *T. dicoccum*, *T. spelta*, мягкая или карликовая пшеницы из археологических раскопов каменного века, легко идентифицируются. Их внешний облик за тысячелетия интенсивного культивирования не изменился, и в настоящее время мы легко соотносим эти виды друг с другом. Э.Ф. Мигушова [1981], считая такие признаки видов очень важными для систематики рода, полагала, что нельзя сбрасывать со счетов также и признаки, закрепленные у пшеницы в результате деятельности множества поколений земледельцев со времен каменного века до наших дней. К сожалению, эти включенные в процесс доместикиации признаки до сих пор явно не определены, а их описания фрагментарны. Возделываемые виды пшениц способны существовать только при помощи человека⁴. Вероятно, и характеризующие эти виды признаки, были “закреплены” у них не без помощи антропогенного фактора. Прежде всего предстоит ответить на вопрос, связаны ли эти изменения с накоплением “малых” мутаций в процессе эволюции видов или же с изменением олигогенов и насколько изменение морфологии растения неразрывно связано с изменениями процессов развития [Ежова Т.А., СклярOVA О.А., 2001]. Выявление небольших групп генов, отвечающих за основные таксономические признаки у пшениц, позволит проводить поиск гомологичных генов и у других видов растений и в итоге подойти к решению проблем морфологической эволюции растений [Ежова Т.А., СклярOVA О.А., 2001].

1.2.1. Безостость

Существование безостых форм наряду с остистыми (рис. 1.14) характерно для всех видов гексаплоидных пшениц с геномом BBAADD [Пшеницы..., 1987]. У мягкой пшеницы, как показали Е. von Tschermak [1901] и W.J. Spilman [1902], безостость доминирует над остистостью и контролируется моногенно. Позже был обнаружен дигенный контроль признака [Howard A., Howard G.L.C., 1912, 1915]. А.Е. Watkins, S. Ellerton [1940] установили, что признак может контролироваться тремя неаллельными доминантными генами *Hd*, *B1*, *B2*, которые позднее были локализованы в 4A*S [Rao M.V.P., 1981], 5AL [Sears E.R., 1954] и 6BL [Sears E.R., 1954, 1966] соответственно.

³ Заметим, что А. Thellung [1918] работал в начале прошлого века, и его объем рода *Triticum* L. ex. Thell. несколько отличается от такового, приписываемого ему Дж. Мак Кеем [MacKey J., 1966, 2005; Мак Кей Дж., 1968, 1989]. А. Thellung [1918] выделял только три вида пшениц – по одному на каждый уровень плоидности.

⁴ Единственное исключение составляет *T. dicoccoides*, если только этот вид действительно дикий, а не является вторично “одидавшим” в Передней Азии.



Рис. 1.14. Остистые и безостые формы гекса- (А), тетра- (Б) и диплоидных (В) пшениц.

У тетраплоидных видов пшениц, кроме *T. aethiopicum* [Вавилов Н.И., 19316], безостые формы либо неизвестны, либо получены в результате гибридизации с мягкой пшеницей. Генетический контроль признака “безостость” у тетраплоидных пшениц не изучался [McIntosh R.A. et al., 2008–2011]. Исключение составляют тетраплоидные производные мягкой пшеницы [Гончаров Н.П., 1997] и *T. aethiopicum*, для которой Н.И. Вавилов [19316] предположил рецессивный характер наследования признака “безостость”.

Впервые безостая форма твердой пшеницы была обнаружена в 1846 г. и сохранилась в виде почти полностью стерильного колоса в гербарии В. Черняева [Фляксбергер К.А., 19296]. Позже, в 1897 г., австралийский селекционер W. Correll посредством гибридизации безостой мягкой и остистой твердой пшениц создал первый документально зафиксированный сорт безостой твердой пшеницы Huguenot для возделывания на зеленый корм [Вавилов Н.И., 19356]. В 1930-е годы А.П. Шехурдин [1939], скрещивая безостые сорта мягкой пшеницы с остистой твердой, также получил ряд безостых форм твердой пшеницы. Они послужили основой для создания сортов безостой твердой пшеницы Кандиканс 75/09, Кандиканс 76/10, Мутико-Валенсия 381, Саратовская 34 и другие [Мамонтова В.Н., 1966]. Безостый сорт твердой пшеницы Langdon 222 создал E.R. Sears. В дальнейшем попытки создания безостых твердых пшениц предпринимались неоднократно [Евдокимов М.Г., Юсов В.С., 2006]. Несмотря на их яв-

ные технологические преимущества, до сих пор в нашей стране ни один безостый сорт твердой пшеницы не был районирован [Ильина Л.Г., 1996; Государственный реестр..., 2006].

У некоторых других видов тетраплоидных пшениц также встречаются безостые формы. И если у *T. dicoccum* их появление связывают с интрогрессивной гибридизацией этого вида с мягкой пшеницей [Филипченко Ю.А., 1979], то их наличие в природных популяциях *T. aethiopicum* представляет определенный интерес. Хотя и в этом случае не исключен процесс интрогрессивной гибридизации, так как популяции эфиопской пшеницы возделывались в смеси с мягкой и(или) карликовой пшеницами [Вавилов Н.И., 19316].

Безостость у гексаплоидных видов пшениц. Впервые в качестве систематического признак “остистость–безостость” у пшеницы был использован С. Linnaeus [1753], который в своей классической “Species plantarum...” приводит мягкую пшеницу под двумя видовыми названиями – *T. aestivum* (пшеница яровая) и *T. hybernum* L. (пшеница озимая), при этом первый вид характеризовался остистыми колосьями, второй – безостыми (см. Прил. 1).

Крупный знаток экологии пшеницы Е.Ф. Пальмова [1935] отмечала закономерности в географическом распределении остистых и безостых форм и считала этот признак не только систематическим, но и экологическим. Е.Н. Синская [1955] полагала, что безостость является признаком мезофильной организации, что ксерофитные формы пшеницы остисты. К.А. Фляксбергер [1924/1925] в работе “О пшеницах Хорезма (Хивы)” указывает, что в этом регионе, в отличие от остальных районов Средней Азии с абсолютным преобладанием остистых форм, сохранились в культуре безостые пшеницы. По его мнению, решающую роль в этом сыграла географическая изоляция Хивы от других центрально-азиатских районов возделывания пшеницы Аральским морем и пустынями Кызылкум и Каракумы. Заметим, что среди изученных нами горно-бадахшанских форм безостые образцы также представляют значительное число (табл. 1.6).

Таблица 1.6

Число остистых и безостых образцов у гексаплоидных видов пшениц

Вид	Всего изучено образцов	Из них безостых	Процент безостых
<i>T. aestivum</i>	228 (68)	116 (31)	50,9 (45,6)
<i>T. compactum</i>	5 (1)	5 (0)	100 (0)
<i>T. spelta</i>	23 (8)	3 (1)	13 (12,5)
<i>T. sphaerococcum</i>	12 (12)	0 (8)	0 (66,7)
<i>T. macha</i>	19 (19)	0 (0)	0 (0)
<i>T. aestivum</i> ssp. <i>petropavlovskyi</i>	10 (10)	0 (0)	0 (0)
<i>T. tibetanum</i>	2 (2)	0 (1)	0 (50,0)
<i>T. junnanense</i>	6 (6)	0 (2)	0 (33,3)
Амфиплоиды	20	10	50

Примечание. В скобках указано число изученных образцов из Азии.

Таблица 1.7

Наследование безостости у образцов *T. aestivum*, *T. spelta* и *T. sphaerococcum*

Комбинация скрещивания	Генотип тестера	Получено в F ₂ гибридов		χ^2		
		безос- тых	остис- тых	3:1	15:1	63:1
1	2	3	4	5	6	7
Weique Substitution × Бабило	Рецессив	142	19	14,96	8,47	109,73
к-53660 <i>T. spelta</i> × Бабило	То же	80	21	0,95	36,45	—
Озимый × Бабило	»	99	27	0,86	49,54	—
Chinese Spring/Hope 6B × Бабило	<i>HdHd</i>	140	14	20,79	2,12	56,75
Chinese Spring/Hope 5A × Бабило	<i>HdHdB2B2</i>	303	4	91,94	12,82	0,13
Chinese Spring/Hope 5A × Киляк	<i>HdHdB2B2</i>	305	8	84,94	7,29	2,01
Triple Dirk D × Бабило	<i>B1B1</i>	146	6	35,93	1,38	5,62
Jupateko × к-19092 <i>T. spelta</i>	<i>B1B1</i>	300	0	—	—	—
Triple Dirk E × к-45366 <i>T. spelta</i>	<i>B1B1</i>	133	0	—	—	—
Маслянинская × к-1728 <i>T. spelta</i>	Рецессив	110	56	6,75	214,02	—
Маслянинская × к-19373 <i>T. spelta</i>	Рецессив	62	30	2,84	109,9	—
Triple Dirk B × к-19373 <i>T. spelta</i>	<i>B1B1</i>	164	0	—	—	—
Скороспелка 35 × Triple Dirk F	Рецессив	185	60	0,03	139,1	837,32
Triple Dirk F × <i>Vrn8</i>	Рецессив	138	46	2,90	55,68	387,72
<i>Vrn8</i> × к-56398 <i>T. antiquorum</i>	Рецессив	15	3	0,67	3,33	—
Chancellor × Postoloprská 58	<i>B1B1</i>	220	0	—	—	—
Chancellor × 6638 Whitchi Wheat	<i>B1B1</i>	243	0	—	—	—
к-23824 <i>T. sphaerococcum</i> × Chinese Spring	<i>HdHdB2B2</i>	83	0	—	—	—
к-23790 <i>T. sphaerococcum</i> × CI 3090 <i>T. compactum</i>	Рецессив	82	36	1,91	118,51	642,80
Triple Dirk E × к-23790 <i>T. sphaerococcum</i>	<i>B1B1</i>	46	5	6,28	1,10	22,52
Triple Dirk D × к-23790 <i>T. sphaerococcum</i>	<i>B1B1</i>	51	7	5,17	3,35	41,63
Triple Dirk B × к-23822 <i>T. sphaerococcum</i>	<i>B1B1</i>	247	21	42,11	1,15	68,75
Triple Dirk B × к-23824 <i>T. sphaerococcum</i>	<i>B1B1</i>	94	19	4,04	21,52	—
Triple Dirk E × к-5496 <i>T. sphaerococcum</i>	<i>B1B1</i>	59	7	7,29	2,14	35,10
Triple Dirk D × к-23824 <i>T. sphaerococcum</i>	<i>B1B1</i>	128	11	21,64	0,66	36,45
Triple Dirk E × к-33761 <i>T. sphaerococcum</i>	<i>B1B1</i>	54	15	0,39	28,25	44,90
Triple Dirk D × к-33761 <i>T. sphaerococcum</i>	<i>B1B1</i>	87	41	3,38	145,20	772,57
Triple Dirk D × к-43376 <i>T. aestivum</i> ssp. <i>petropavlovskiy</i>	<i>B1B1</i>	156	48	2,24	103,95	640,01

Окончание табл. 1.7

1	2	3	4	5	6	7
Тс+RL5161 × Triple Dirk E	<i>B1B1</i>	81	0	—	—	—
Thatcher × Klein 66	Рецессив	85	39	2,75	134,4	720,22
Thatcher × Triple Dirk D	<i>B1B1</i>	53	0	—	—	—
Triple Dirk D × Warigo	<i>B1B1</i>	190	0	—	—	—
Triple Dirk D × Hofed 1	<i>B1B1</i>	132	0	—	—	—
Маслянинская × JI500	Рецессив	30	8	0,32	14,31	—
Новосибирская 67 × <i>T. spelta</i> к-152	Рецессив	157	45	0,80	88,56	563,55
Triple Dirk В × к-53660 <i>T. spelta</i>	<i>B1B1</i>	54	16	0,17	32,95	206,38

Примечание. Если тестерная форма не являлась материнской, то в таблице она выделена жирным шрифтом.

Результаты изучения наследования признака “безостость–остистость” у гексаплоидных видов пшениц представлены в табл. 1.7. У большинства изученных образцов безостость контролируется моногенно доминантным геном *B1*. Исключение составили образцы мягкой пшеницы Китая и шарозерной пшеницы Индии, имеющие доминантные гены *B2* и *Hd* (последний контролирует своеобразный “фуркатный тип” остевидных отростков). Видим, что безостость горно-бадахшанских безлигульных образцов Бабило и Кияк контролируется иным, чем *B1*, *B2* и *Hd*, доминантным геном. Поскольку форма остевидных придатков у этих образцов “фуркатная” (рис. 1.15, Б), то гену, контролирующему у них безостость, нами присвоен символ *Hd2*.

Доминантный ген *B1* обладает более сильным фенотипическим эффектом, чем другие, контролирующие признак, гены. Интересно заметить, что европейский подвид мягкой пшеницы (subsp. *indoeuropeum* Vav.) отличается от азиатского (subsp. *irano-asiaticum* Flaksb.) наличием неаллельных доминантных генов, контролирующих безостость. У пшениц азиатского подвида чаще встречаются доминантные гены *Hd1*, *Hd2* и *B2*, у европейского – доминантный ген *B1*. Таким образом, безостость является хорошим таксономическим признаком. Однако отнесение безостых разновидностей евро-



Рис. 1.15. Фуркатный (Chinese Spring – А и Бабило – Б) и обычный (Triple Dirk – В) тип колоса.

Таблица 1.8

Расщепление по “остистости–безостости” колоса в F₂ гибридов *Ae. vavilovii*

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	безостых	остистых	1:3	1:15
к-1349 × к-1767	26	46	4,74	109,57

пейского и азиатского подвидов мягкой пшеницы к одноименным (одним и тем же) разновидностям при различном генетическом контроле у них безостости некорректно. Этот же вопрос, исходя из наличия у растений азиатского подвида грубого строения колоса (ригидности), поднимался в свое время К.А. Фляксбергером [1935, 1938]. Однако более подробно он никем не рассматривался.

У экспериментально полученных амфиплоидов половина (10 из 20) изученных образцов являются безостыми, в то время как у рукотворных видов таких форм, за исключением *T. tibetanum*, значительно меньше (см. табл. 1.6).

Контроль наследования безостости по рецессивному типу обнаружен у гексаплоидного вида *Ae. vavilovii* (геном DDM^{cr}M^{cr}S^pSP) секции *Vertebrata* (табл. 1.8). Вид имеет один из элементарных геномов мягкой пшеницы.

Безостость у тетраплоидов (см. рис. 1.14, Б). При изучении F₂ гибридов tetraThatcher с безостой формой получены следующие результаты: 88 безостых растений к 29 остистым (χ^2 для 3:1 равен 0,001 и значим с $P > 0,95$). Таким образом, по данному гену тетраформа не отличается от исходного сорта мягкой пшеницы Thatcher, для которого нами также показан моногенный контроль признака (см. табл. 1.7). У сорта Thatcher ген, контролирующий безостость, был определен как *B1*, у линии tetraThatcher, как и у сорта мягкой пшеницы Thatcher, безостость обусловлена единственным доминантным геном *B1* [Гончаров Н.П., 1997].

Безостые формы твердой пшеницы были выделены из коллекции этой культуры ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, безостые сорта Souri 484 и Langdon 222 получены от к.б.н. Э.В. Таврина и доктора N. Watanabe соответственно. Безостые образцы полбы Bastard (к-40308, Германия), Местная (Алтай) и Полбяно-пшеничный гибрид № 7 (к-33226, Ульяновская обл.), выделены автором из имеющейся в СибНИИРС СО РАН (пос. Краснообск, Новосибирская обл.) коллекции из более 400 яровых образцов *T. dicoccum*. Безостые образцы полбы *T. dicoccum* Bastard, Местная (Алтай) и Полбяно-пшеничный гибрид № 7 (ППГ-7), равно как и сорта Souri 484 и Langdon 222 твердой пшеницы, изучены в системе гибридологического анализа (табл. 1.9).

Из результатов, представленных в табл. 1.9, видно, что у всех изученных образцов *T. dicoccum* и *T. durum* безостость наследуется по доминантному типу. Причем у образцов Bastard, Местная (Алтай) и ППГ-7 *T. dicoccum*, а также у образцов Langdon 222 и Souri 484 *T. durum* безостость контролируется единственным доминантным геном. Этот ген идентичен таковому сорта Thatcher, т. е. у всех изученных образцов полбы и твердой пшеницы безостость контролируется доминантным геном *B1*. Ре-

Таблица 1.9

Наследование безостости у образцов *T. dicoccum* и *T. durum*

Комбинация скрещивания	Генотип тестера	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
		безостых	остистых	3:1	15:1
Bastard × C2-0949-CH	Рецессив	73	35	3,16	126,0
Bastard × Cypress	То же	50	21	0,8	65,9
Bastard × Triple Dirk B	<i>B1B1</i>	171	0	–	–
BS1E × Bastard	<i>B1B1</i>	74	0	–	–
Bastard × Black Winter Emmer	Рецессив	114	0	–	–
ППГ-7 × Black Winter Emmer	То же	121	41	0,0	100,4
ППГ-7 × Triple Dirk D	<i>B1B1</i>	108	0	–	–
ППГ-7 × Timstein	<i>B1B1</i>	149	0	–	–
ППГ-7 × Federation	<i>B1B1</i>	170	0	–	–
tetraThatcher × Black Winter Emmer	Рецессив	88	29	0,0	68,6
tetraThatcher × Triple Dirk D	<i>B1B1</i>	168	0	–	–
Souri 484 × BS1E	<i>B1B1</i>	157	0	–	–
tetraChinese Spring остистый × Souri 484	Рецессив	80	25	0,1	55,3
Langdon 222 × Шарик	<i>B1B1</i>	45	0	–	–
Langdon 222 × Friebe 256/7/27	Рецессив	13	3	0,3	4,3
Langdon 222 × Местная (Алтай)	<i>B1B1</i>	16	0	–	–

Примечание. Если тестерная форма не являлась материнской, то в таблице она выделена жирным шрифтом.

зультаты изучения расщепления в F₂ гибридов замещенной линии Langdon 5D-5A на *T. dicoccum* Местная (Алтай) подтверждают локализацию гена, контролирующего безостость у *T. dicoccum* в хромосоме 5A (получено 16 безостых растений к 0 остистых). Моногенный контроль безостости у Ld.222 (вероятно, за этой аббревиатурой стоит изученный нами сорт Langdon 222) был описан ранее K.L. Lebsack, G.S. Smith [1957].

Результаты изучения безостости у *T. aethiopicum* даны в табл. 1.10. Безостая форма к-43766 *T. aethiopicum* была выделена в результате многократных пересевов этого образца с отбором растений с максимальной выраженностью признака. Безостость контролируется по рецессивному типу: в F₁ гибридов безостость образца к-43766 *T. aethiopicum* на остистый к-18999 она не доминирует. В F₂ гибридов получено расщепление 83 без-

Таблица 1.10

Наследование признака “остистость–безостость” у *T. aethiopicum*

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	безостых	остистых	1:3	1:15
BWE × к-43766	25	89	0,6	47,8
Gaza × к-43766	42	143	0,5	85,5
к-43766 × к-18999	83	316	3,75	144,20

Примечание. Образцы с указанием номера “к-” относятся к *T. aethiopicum*.

Таблица 1.11

Результаты изучения F₂ гибридов замещенных линий Langdon на к-43766 *T. aethiopicum* (из: [Гончаров Н.П. и др., 2003])

Линия	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	безостый	остистый	1:3	1:15
Langdon	48	137	0,09	122,48
1D-1A	5	14	0,0	—
3D-3A	34	80	1,42	108,12
5D-5A	1*	6	—	—
6D-6A	21	45	1,63	73,64
1D-1B	21	56	0,21	58,08
2D-2B	10	40	0,67	16,13
3D-3B	110	0	—	—
4D-4B	53	116	3,65	181,87

* Класс рецессивов меньше минимально допустимого для обработки методом χ^2 .

остых растения к 316 остистым (см. табл. 1.10). Это соответствует гипотезе моногенного контроля признака рецессивным геном. В F₃ гибридов подтвержден контроль безостости рецессивным геном.

Результаты хромосомной локализации гена, контролирующего безостость у образца к-43766 *T. aethiopicum*, представлены в табл. 1.11.

Из гибридных комбинаций F₁ гибридов к-43766 *T. aethiopicum* на геномно-замещенные линии Langdon только гибридные растения с линией 3D-3B имели все колосья безостыми. Так как для признака показан рецессивный характер наследования, то можно сделать вывод, что хромосома 3В является критической, т. е. ген расположен в ней. Результаты изучения F₂ гибридов геномно-замещенных линий Langdon на к-43766 *T. aethiopicum*, представленные в табл. 1.11, подтвердили это заключение.

Безостость у диплоидов. У *Ae. aucheri* безостость (рис. 1.16, Б) контролируется рецессивным геном (табл. 1.12). Нами ему присвоен символ *awl* (от англ. *awnless*) [Гонча-



Рис. 1.16. Остистый *Ae. speltoides* (А) и безостый *Ae. aucheri* (Б) колосья.

Таблица 1.12

Наследование безостости у растений F_2 гибридов между безостым и остистым растениями из образца к-1595 *Ae. aucheri*

Комбинация скрещивания	Получено в F_2 гибридов		χ^2	
	безостых	остистых	1:3	1:15
1 × 2	22 + 34 + 10	40 + 97 + 40	0,60	181,34
2 × 1	19 + 25 + 11	48 + 76 + 41	0	132,00
3 × 3	11 + 21 + 15	21 + 50 + 26	4,48	171,14

Примечание. 1 × 2 – первое растение на второе, 2 × 1 – второе на первое, 3 × 3 – потомство от самоопыления третьего растения.

ров Н.П., Коновалов А.А., 1996]. Детерминация безостости рецессивным геном тем более интересна, что наличие или отсутствие остей является диагностическим признаком при разделении *Ae. speltoides* и *Ae. aucheri* на разные виды [Жуковский П.М., 1928а; Eig A., 1929; Chennaveeraiah M.S., 1960; Hammer K., 1980]. Исходя из данных о генетическом контроле признака у мягкой пшеницы, можно было ожидать расположение соответствующего гена и у данного вида в хромосоме 6. Однако так как выявлен другой тип контроля признака, мы проверяли гипотезу о его совместном наследовании со всеми контрастными у изученных образцов признаками (табл. 1.13). Сцепление безостости ни с одним из них не обнаружено.

Таблица 1.13

Расщепление по локусам *Gpi1*, *Hg* и *awl* в потомствах F_2 гибридов между безостым и остистым растениями из образца к-1595 *Ae. aucheri*

Потомство	Фенотип			Всего растений	χ^2 для		
					1-го гена	2-го гена	для независимого наследования
	FF <i>Awl:awl</i>	FS <i>Awl:awl</i>	SS ¹ <i>Awl:awl</i> ²		3:1	1:2:1	
1 × 2	40 : 22	97 : 34	40 : 10	343	2,67	0,61	7,00
2 × 1	48 : 19	76 : 25	41 : 11	220	3,52	0,00	4,40
3 × 3	21 : 11	50 : 21	26 : 15	144	1,15	4,48 ³	6,61 ⁴
	<i>Hg</i> <i>Awl : awl</i>	<i>hg</i> ¹ <i>Awl : awl</i> ²			3:1	3:1	9:3:3:1
1 × 2	130 : 49	45 : 16		240	0,56	0,02	0,61
2 × 1	125 : 46	38 : 9		218	0,01	1,38	2,46
3 × 3	82 : 16	40 : 7		145	4,42 ³	6,46 ³	11,11 ⁴
	<i>Hg</i> <i>Awl</i>	<i>hg</i> ¹ <i>awl</i> ²			3:1	3:1	9:3:3:1
3 × 3	81 : 5	40 : 1		145	3,59	0,42	0,70

¹ Фенотипические классы по первому гену, ² – фенотипические классы по второму гену, ³ – $P < 0,05$, ⁴ – подсчитано методом смещенных оценок.

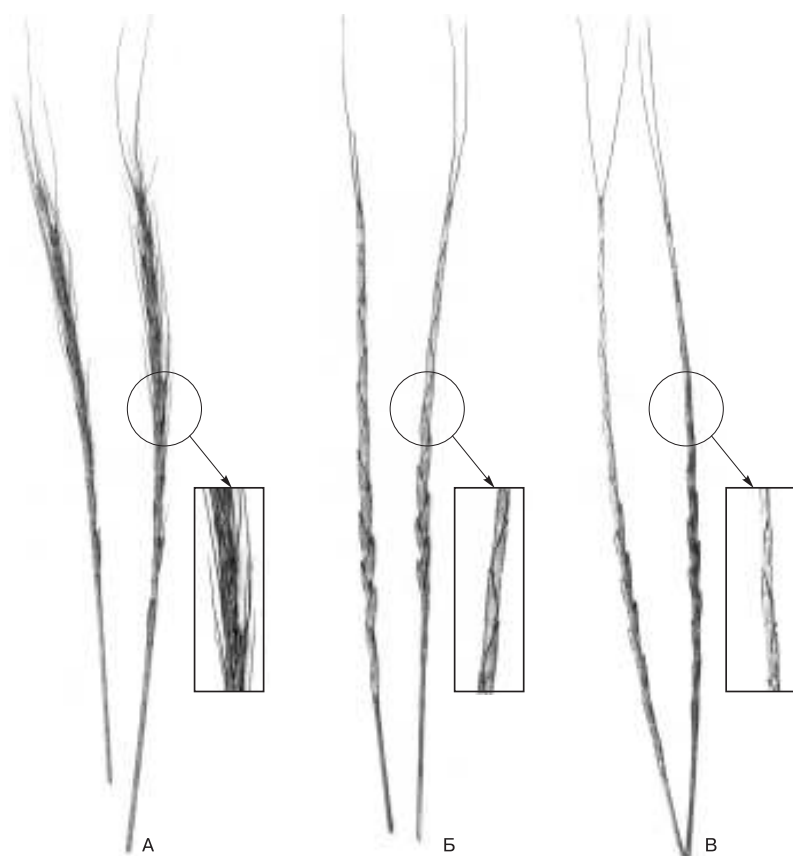


Рис. 1.17. Колосья KU 5-1 *Ae. sharonensis* (А) и KU 4-1 *Ae. longissima* (В) и их амфиплоида (В).

Исходные родительские формы KU 5-1 *Ae. sharonensis* (остистая, геном S¹S¹) и KU 4-1 *Ae. longissima* (безостая, геном S¹S¹) и их амфиплоид (KU 45) (геном S¹S¹S¹S¹) представлены на рис. 1.17. Видим, что у амфиплоида безостость доминирует.

У диплоидных видов пшениц *T. urartu*, *T. monococcum* и *T. boeoticum* безостых форм ни нами, ни другими исследователями ранее (см., например, [Пшеницы..., 1976]) не выявлено. Все они представлены только остистыми формами (см. рис. 1.14, В). Единственный диплоидный вид, имеющий безостую форму колоса, – *T. sinskajae* (рис. 1.18, А). У последнего вида безостость контролируется моногенно по рецессивному типу (табл. 1.14).

Наши результаты наследования признака “безостость” у *T. sinskajae* [Гончаров Н.П. и др., 20076] подтверждают данные, полученные ранее Т.В. Лебедевой и Б.В. Ригиным [1994].

У видов рода *Triticum*, за исключением *T. aethiopicum*, признак “безостость” детерминирован доминантными генами B1, B2, Hd и Hd2. Рецес-



Рис. 1.18. Колос *T. sinskajae* (А) и *T. monosocum* (Б) (из: [Гончаров Н.П. и др., 2007]).

сивный ген описан только у тетраплоидного вида *T. aethiopicum* (см. табл. 1.10, 1.11). Контроль безостости по рецессивному типу обнаружен также у двух видов рода *Aegilops* – у гексаплоидного *Ae. vavilovii* (см. табл. 1.8) и диплоидного *Ae. aucheri* (см. табл. 1.13). Так как рецессивный ген у *T. aethiopicum* локализован нами в хромосоме 3В, существует вероятность, что и у *Ae. aucheri* он может быть расположен в хромосоме 3. Д.О. Прокопик с соавт. [2009] считают возможным существование в хромосоме 6U *Ae. umbellulata* (геном UU) гена промотора остистости.

Сложно ожидать успешную интрогрессию из *Ae. squarrosa* гена, контролирующего безостость, так как независимо от того, берутся ли в скрещивания с тетраплоидными видами пшениц остистая, полуостистая или безостая формы *Ae. squarrosa*, амфиплоиды всегда получаются остистыми (рис. 1.19). Вероятно, и у этого диплоидного вида признак безостость также контролируется рецессивным геном.

Таблица 1.14

Наследование безостости у *T. sinskajae*

Гибриды с <i>T. monosocum</i>	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	безостых	остистых	1: 3	1:15
PI 272557	10	32	0,03	22,10
PI 277138	12	29	0,40	37,08
KU 104-2	8	27	0,09	16,47



Рис. 1.19. Амфиплоид KU 221-5 (А), полученный с участием полустистой формы KU 20-2 *Ae. squarrosa* (Б).

1.2.2. Компактный, компактоидный (семикомпактоидный) и скверхедный типы колоса

Компактный тип колоса у гексаплоидов. Признак является таксономическим и обуславливает отличие *T. compactum* (см. рис. 1.13, Б) от остальных гексаплоидных видов пшениц [Пшеница, 1979]. Неоднократно предпринимались попытки изучить этот признак с агрономической точки зрения, так как вид *T. compactum* характеризуется короткой соломиной, и его синонимическое название – *П. карликовая*. Считается, что данный вид был назван так не только из-за формы колоса, но и из-за длины стебля, который существенно короче, чем у остальных гексаплоидных видов. А.А. Сапегин с соавторами [Сапегин А.А. и др., 1916; Сапегин А.А., Баранский Д.И., 1922] показали, что ген *С*, обуславливающий компактность колоса у этого вида, укорачивает ось колоса, уменьшает длину чешуй, длину и число зерен в колосе. Однако этот ген не влияет на всхожесть и число уцелевших к уборке растений, а также на устойчивость к бурой

ржавчине. Изучение последнего признака вызвано тем, что вид *T. compactum* характеризуется низкой устойчивостью к грибным болезням [Пшеницы..., 1976]. Е.Ф. Gaines [1917] указывал на плеiotропное влияние гена *C* на длину остей и стебля. Известно, что фенотипическое отличие *T. compactum* от мягкой пшеницы обусловлено наличием одного главного “видообразующего” доминантного гена *C*, контролирующего укорочение члеников оси колоса [Unrau J., 1950] и образование очень плотного колоса, что связано с изменением размеров клеток паренхимной ткани [Сапегин А.А., Баранский Д.И., 1922]. Действие гена проявляется также в уменьшении высоты растений, особенно длины верхнего междоузлия, размеров остей, пластинки первого листа [Gul A., Allan R.E., 1972], пыльников, колосковых чешуй и зерновок, увеличении диаметра узлов [Tsunewaki K., Koba T., 1979].

Наследование признака “компактный колос” хорошо изучено. Показано, что он контролируется единственным доминантным геном *C* [Nilsson-Ehle H., 1911], локализованным в длинном плече хромосомы 2D [Rao M.V.P., 1972]. Ю.А. Филипченко [1979] считал, что у гексаплоидных пшениц наряду с геном *C* имеются два гена-удлинителя колоса (*L1* и *L2*), при наличии рецессивных аллелей всех этих генов (генотип *ccl1l1l2l2*) у гексаплоидных пшениц развивается относительно короткий, плотный булавовидный колос типа “squarehead”.

Для нашего исследования ген интересен с систематической точки зрения, так как его наличие приписывается эндемичным видам *T. sphaerococcum* и *T. antiquorum* [Удачин Р.А., 1991], и на основании этого от них производится вид *T. compactum* (см. разд. 4.3).

Результаты изучения наследования формы колоса у *T. compactum*, *T. sphaerococcum* и *T. antiquorum* представлены в табл. 1.15. В качестве тестерных линий для определения аллельности генов, детерминирующих компактность, использовали два образца *T. compactum* – Vakka из Финляндии и CI 3090 из США. У всех этих трех видов компактный тип колоса (см. табл. 1.15) наследуется по доминантному типу. Причем гены, детерминирующие компактность у *T. compactum* и *T. sphaerococcum*, не аллельны. Результаты расщепления в F_2 гибридов между образцами этих видов были уточнены по расщеплению в F_3 гибридов. Полученные результаты не

Таблица 1.15

Наследование компактного типа колоса у *T. compactum*, *T. sphaerococcum* и *T. antiquorum* (по: [Goncharov N.P., 2005])

Комбинация скрещивания	Получено в F_2 гибридов		χ^2	
	компактных	нормальных	3:1	15:1
Vakka <i>T. compactum</i> × к-20900 <i>T. aestivum</i>	47	19	0,51	57,22
Vakka <i>T. compactum</i> × к-56397 <i>T. antiquorum</i>	79	31	0,59	90,30
к-23790 <i>T. sphaerococcum</i> × CI 3090 <i>T. compactum</i>	105	17	7,97	1,86



Рис. 1.20. Проявление доминантного гена *C* у F_1 гибридов (Б) *T. palmovae* (А) × *T. compactum* (В) (из: [Goncharov N.P. et al., 2002]).

соответствуют представлению M.S. Swaminathan, M.V.P. Rao [1961] о генотипах гексаплоидных видов пшениц по “видообразующим” признакам (см. табл. 1.5). Более подробно результаты генанализа рассмотрим ниже.

Обнаружено, что ген *C* обладает дозовым эффектом. У межвидовых пентаплоидных BAADD-геномных ($2n = 35$) растений, в отличие от гексаплоидных, одна доза гена *C* визуальнее менее заметна, так как обуславливает меньшую компактность колоса ($D = 21$), тогда как у *T. compactum* $D = 33-54$ (рис. 1.20).

В комбинации скрещивания *T. compactum* на *T. sphaerococcum* зерно более круглое, чем у гибридов в комбинациях скрещивания *T. sphaerococcum* на мягкую пшеницу. Это можно интерпретировать как влияние доминантного гена *C* на проявление признака “округлозерность”. Соотнесение гена *C* с модификатором *S2*, на наличие которого у пшениц указывали J.W. Schmidt, V.A. Johnson [1963], нами не проводилось. Описаны мутанты мягкой пшеницы, имеющие гены округлозерности во всех трех хромосомах 3-й гомеологической группы [Salina E.A. et al., 2000].

Так как нами показана неаллельность доминантного гена, детерминирующего компактную форму колоса у *T. compactum*, таковым *T. antiquorum* и *T. sphaerococcum* (см. табл. 1.15), то генотипы двух последних видов по данным генам могут быть записаны как *C2C2*, а не *CC*, как предполагалось ранее. Подытоживая вышеизложенное, можно заметить, что компактный тип колоса у гексаплоидных видов пшениц детерминируется неаллельными генами, число которых два-три. Окончательно об их числе можно будет судить после проверки аллельности генов, контролирующих компактный тип колоса у *T. sphaerococcum* и *T. macha*. M.S. Swaminathan [1966], ссылаясь на свои неопубликованные данные, отмечал, что компактный тип колоса у *T. macha* обусловлен иным, чем доминантный ген *C*, геном.

Компактный тип колоса у мутантов мягкой и твердой пшениц. Нами были изучены морфологические мутанты мягкой пшеницы, фенотипически “имитирующие” форму колоса другого гексаплоидного вида – пшеницы карликовой *T. compactum*.

Мутант мягкой пшеницы МСК 2617 получен М.В. Мельником (Алтайский НИИСХ, г. Барнаул) при обработке нитрозометилмочевинной (НММ 0,01 %) сухих семян сорта яровой мягкой пшеницы Скала. Другой мутант получен А.Ф. Жогиным (НИИСХ им. П.П. Лукьяненко, г. Краснодар) при обработке сухих семян линии озимой мягкой пшеницы Лютестенс 611h157 нитрозоалкилмочевинной (НАМ) и был ранее детально изучен О.П. Митрофановой [1997]. Ею присвоен данной мутации символ *Cp* (от англ. – *Compact plant*), и мутантный ген интрогрессирован в генотип ярового аналога сорта Мироновская 808, гомозиготного по доминантным аллелям гена ярового типа развития *Vrn1*. По фенотипу мутантные растения, несущие каждую из этих мутаций, похожи между собой (рис. 1.21), поэтому мы использовали данный символ с индексом *m* – *Cp^m* для линии МСК 2617. Реципроктные скрещивания мутанта с исходным сортом выявили неполное доминирование мутантного фенотипа, моногенное наследование и отсутствие материнского эффекта, т. е. влияния цитоплазмы на выраженность признака [Мельник В.М., 2002]. Аналогичные результаты получены при анализе гибридных растений F_2 в комбинации скрещивания мутанта МСК 2617 с сортом Саратовская 29 (табл. 1.16). При этом изменение генотипа не повлияло на выраженность изучаемого признака.

Представлены результаты изучения 18 комбинаций F_2 гибридов. В F_2 гибридов МСК 739 на Langdon 222 было получено отношение 83 компактных к 37 нормальным. Это указывает на то, что ген *C⁷³⁹* не локализован в геноме D, потому что в потомстве пентаплоидного гибрида МСК 739 на Langdon 222 ($2n = 5x = 35$, геном BBAAD) соотношение по фенотипическим классам достоверно не отличалось от фенотипически ожидаемого. Если бы ген был локализован в одной из хромосом генома D, то расщепление



Рис. 1.21. Форма колоса Новосибирская 67, Саратовская 29, Скала, МА 17648, МСК 739, *Cp*-Мироновская 808 (*Vrn1*), МСК 2617, ANBW 5A, ANK-38 и Langdon 222 (слева направо) (из: [Kosuge K. et al., 2012]).

Таблица 1.16

Результаты гибридологического анализа мутантов, а также пента-, гекса- и анеуплоидных гибридов (по: [Kosuge K. et al., 2012])

Комбинация скрещивания	Число растений с фенотипами			χ^2
	Компактных	Промежуточный фенотип	Норма	
<i>Пентаплоидные гибриды</i>				
МСК 739 × Langdon 222	83		37	2,178 (3:1)
МСК 739 × МА 17648	101		0	—
<i>Гексаплоидные гибриды</i>				
МСК 739 × Новосибирская 67	112	60	38	0,009 (3:1)
<i>Cp</i> -Мироновская 808 (<i>Vrn1</i>) × Саратовская 29	133		53	1,212 (3:1)
Скала × <i>Cp</i> -Мироновская 808 (<i>Vrn1</i>)	86		25	0,360 (3:1)
МСК 2617 × Саратовская 29	30		34	0,386 (1:2:1)
<i>Cp</i> -Мироновская 808 (<i>Vrn1</i>) × МСК 2617	530		0	—
МСК 2617 × <i>Cp</i> -Мироновская 808 (<i>Vrn1</i>)	630		0	—
АНBW 5А × МСК 739	361		0	—
АНBW 5А × МСК 2617	357		0	—
АНBW 5А × <i>Cp</i> -Мироновская 808 (<i>Vrn1</i>)	374		0	—
АНBW 5А × АНК-38	327		15	2,028 (15:1)
<i>Анеуплоидные гибриды</i>				
Монотело5АL Саратовская 29 × <i>Cp</i> -Мироновская 808 (<i>Vrn1</i>)	339		0	—
Монотело5АL Саратовская 29 × МСК 2617	260		0	—
Del 5АL-07 CS × МА 17648	63		9	6,000* (3:1)
Del 5АL-23 CS × МА 17648	51		12	1,190 (3:1)
Del 5АL-07 CS × МСК 739	140		79	14,321* (3:1)
Del 5АL-23 CS × МСК 739	184		49	1,958 (3:1)

* Значимо на 5% -м уровне. CS – Chinese Spring.

отличалось бы от 3:1. В F_2 гибридов MCK 739 на MA 17648 из 101 растения не было ни одного с нормальным типом колоса, что позволяет говорить об аллельности генов у этих мутантов. А так как ген C^{739} аллелен гену C^{17648} , который был ранее локализован в 5AL, то и первый также расположен в длинном плече хромосомы 5A. В F_2 гибридов MCK 739 на Новосибирская 67 наблюдали отношение 112 растений с компактной формой колоса к 38 с нормальной, которое соответствовало моногенному. В F_2 гибридов *Cp*-Мироновская 808 (*Vrn1*) на Саратовская 29 соотношение было 133 к 53, что также соответствовало теоретически ожидаемому при моногенном наследовании. В F_2 гибридов MCK 2617 на Саратовская 29 соотношение было 30 с компактным колосом к 60 с промежуточной формой и к 34 с нормальной (теоретически ожидаемое отношение 1:2:1). В F_2 гибридов *Cp*-Мироновская 808 (*Vrn1*) на MCK 2617 и MCK 2617 на *Cp*-Мироновская 808 (*Vrn1*) не выщеплялось растений с нормальной формой колоса, что

говорит об аллельности генов. Также не было расщепления по признаку еще в трех комбинациях скрещивания ANBW 5A на МСК 739, ANBW 5A на МСК 2617 и ANBW 5A на *Ср*-Мироновская 808 (*Vrn1*) (см. табл. 1.16). Мы также подтвердили, что ген *C*¹⁷⁶⁴⁸ не аллелен гену *C*, обуславливающему компактную форму колоса у *T. compactum*. Основываясь на результатах гибридологического анализа, сделан вывод об аллельности генов *C*¹⁷⁶⁴⁸, *C*⁷³⁹, *Ср* и *Ср*^м. Следовательно, они расположены в длинном плече хромосомы 5A (см. табл. 1.16).

Для установления группы сцепления гена *Ср*^м изучали F₁ и F₂ гибридов от скрещивания мутантных линий с образцами WAG 2326 и Red Chaff *T. compactum*, замещенной CS*8/Poso 2D и изогенной ANK-38 линиями, две последние любезно предоставлены В.С. Арбузовой и С.Ф. Ковалем соответственно. В потомстве F₂ гибридов растения внутри популяции различались как по длине стебля, так и по форме колоса, поэтому их разделили, подобно Ю.А. Филиппченко [1979] и О.П. Митрофановой [1997], на три класса: 1) тип мутантных растений – длина колоса 3–4 см, форма колоса как у родительских линий, гомозиготных по доминантным генам *C* или *Ср*, длина стебля – 10–30 см; 2) промежуточный тип – мутантная форма колоса, длина стебля – 30–50 см; 3) тип нормальной мягкой пшеницы *T. aestivum* – длина колоса 7–8 см, длина стебля – больше 50 см. Во всех изученных гибридных популяциях происходило расщепление, которое соответствовало 12:3:1 [Лайкова Л.И. и др., 2009]. Появление растений с булавовидным колосом среди гибридных растений может свидетельствовать о том, что, как предполагал Ю.А. Филиппченко [1979], к действию “гена *C* присоединяется особый ген (или гены), обуславливающие булавовидность” (с. 145). Это рецессивные гены, проявляющиеся в присутствии доминантных аллелей гена *Q*.

Гибридное потомство F₁ и F₂ от прямого и обратного скрещивания мутантных форм между собой *Ср*×*Ср*^м и *Ср*^м×*Ср* росло в гидропонной теплице. Семьи F₃ гибридов (изучено 630 и 530 растений соответственно) высевали на экспериментальном участке ИЦиГ СО РАН. Все растения в гибридных популяциях имели мутантный фенотип, различия наблюдали только по размеру колоса и форме колосоножки – прямостоячая, изогнутая, волнообразная.

Ранее ген *C*¹⁷⁶⁴ с подобным фенотипическим эффектом компактоидных мутантов твердой пшеницы сорта Алтайская Нива, полученных В.М. Мельником, картирован в дистальном районе длинного плеча 5A хромосомы [Kosuge K. et al., 2008]. Также было показано, что данная мутация не связана с локусом *Q*, который в четырех дозах может давать схожий фенотип [Muramatsu M., 1986]. К сожалению, полученные F₁ гибридов между мутантной линией твердой пшеницы и линией МСК 2617 имели пониженную жизнеспособность и не дали достаточного числа растений F₂ гибридов. Это не позволило провести между ними тест на аллелизм.

Изучение F₂ гибридов монотело5AL Саратовская 29 на *Ср*-Мироновская 808 (*Vrn1*) и F₂ гибридов монотело5AL Саратовская 29 на МСК 2617 позволило локализовать гены *Ср* и *Ср*^м в длинном плече хромосомы 5A. Дисомные и монотелосомные растения из этих комбинаций скрещивания

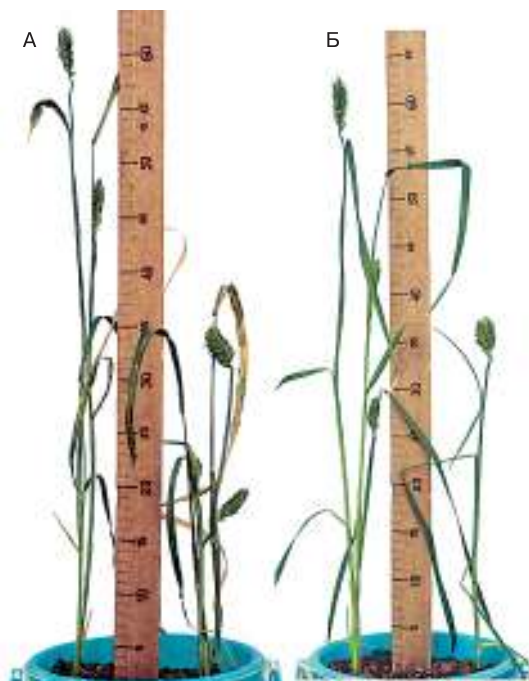


Рис. 1.22. Монотелосомные (слева) и дителосомные (справа) растения из F_2 гибридов от скрещивания монотело5AL Саратовская 29 на *Ср*-М808 (*Vrn1*) (А) и монотело5AL Саратовская 29 на МСК 2617 (Б) (из: [Kosuge K. et al., 2012]).

представлены на рис. 1.22, А, Б. В гибридных комбинациях от скрещивания монотело5AL сорта Саратовская 29 с мутантными линиями мы не наблюдали появления растений с фенотипом мягкой пшеницы, все изученные растения имели колос, аналогичный мутантным формам, и отличались только по его длине. Данный результат можно трактовать как расположение мутантного гена в длинном плече этой хромо-

сомы. Растения, гомозиготные по мутациям *Ср* и *Ср^m*, имеют укороченный стебель ($22,4 \pm 3,3$ и $14,5 \pm 1,0$ соответственно) за счет уменьшения числа междоузлий, преимущественно верхнего, и их длины. Число колосков не изменено ($14,6 \pm 1,5$ и $15,6 \pm 0,8$ соответственно), поэтому колос очень плотный, но с увеличенной боковой стороной ($2,3 \pm 0,6$ и $2,5 \pm 0,04$ см – широкая сторона, $1,4 \pm 0,1$ и $1,5 \pm 0,14$ – лицевая). Поскольку верхнее междоузлие стебля оказывается короче листового влагалища и имеет изгиб под колосом, то колос, как правило, не выходит из влагалища флагового листа. При этом колос монотелодисомного растения менее компактный, чем дителосомного, а растения выше.

Расщепление в F_2 гибридов от комбинации скрещивания Del 5AL-23 на МА 17648 и Del 5AL-23 на МСК 739 соответствовало 3:1 (см. табл. 1.16). Наблюдаемое достоверное отличие от соотношения 3:1 в F_2 гибридов комбинации скрещивания Del 5AL-7 на МА 17648 и Del 5AL-7 на МСК 739 указывает на то, что гены *C⁷³⁹* и *C¹⁷⁶⁴⁸* расположены на хромосоме 5AL дистально по отношению к гену *Q*, который был локализован в интервале между Del 5AL-7 и Del 5AL-23 [Gill et al., 1996]. В гибридных комбинациях от скрещивания монотело5А по длинному плечу этой хромосомы сорта Саратовская 29 с мутантными линиями мы не наблюдали появления растений с фенотипом мягкой пшеницы – все изученные растения имели колос, аналогичный мутантным формам, и отличались только по его длине. Данный результат можно трактовать как расположение мутантного гена в длинном плече этой хромосомы.

Картирование генов компактности с использованием микросателлитов. Гены *C⁷³⁹* и *Ср* были локализованы на расстоянии 15,8 и 17,4 см

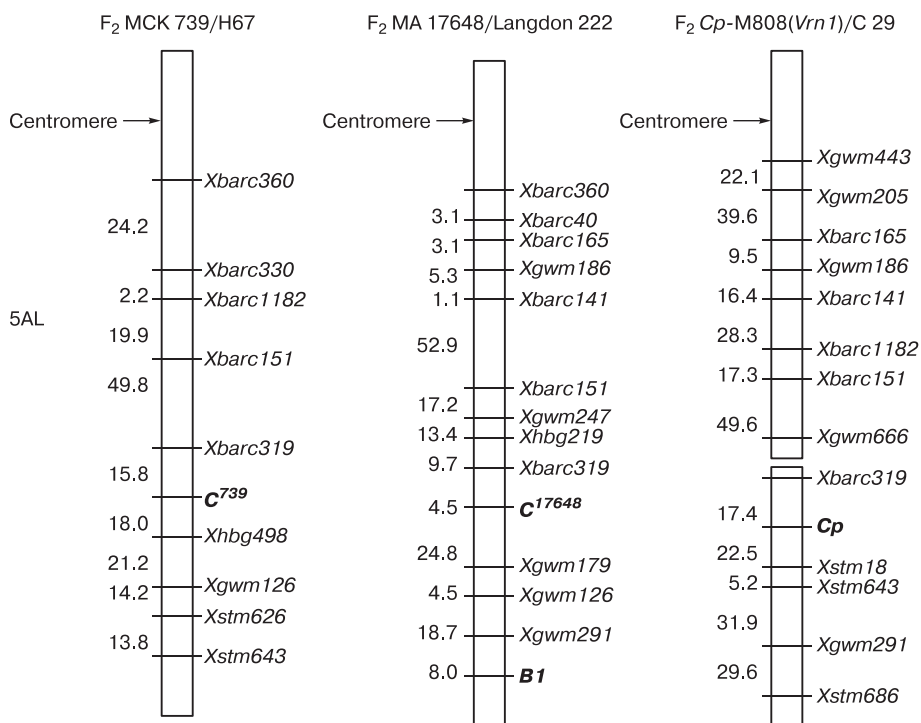


Рис. 1.23. Картирование мутантных генов C^{739} и Cp , обуславливающих компактоидность колоса у мягкой пшеницы (из: [Kosuge K. et al., 2012]).

В центре приведена карта 5AL, полученная для гена, контролирующего компактоидность у мутанта твердой пшеницы MA17648 из работы К. Kosuge et al. [2008]. H67 – Новосибирская 67; M808 – Мироновская 808; С 29 – Саратовская 29.

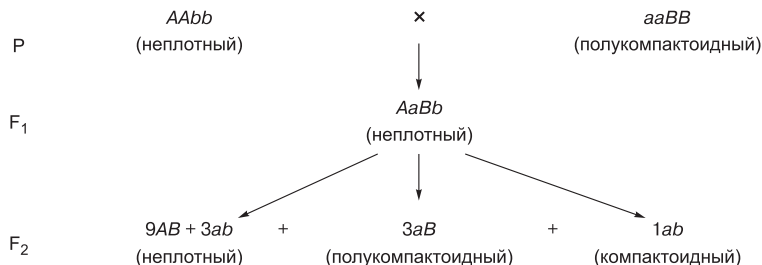
от маркера *Xbarc319* [Kosuge K. et al., 2012]. Это согласуется с ранее полученными данными К. Kosuge et al. [2008], определившими, что ген C^{17648} также расположен между маркерами *Xbarc319* и *Xgwm179* (рис. 1.23).

Видим, что новый компактный тип колоса у мутантов мягкой и твердой пшениц обусловлен аллельными генами, расположенными в длинном плече хромосомы 5А. Генам дан символ *Cp1*, ранее используемый в работе О.П. Митрофановой [1997].

Компактоидный тип колоса у тетраплоидных пшениц. У тетраплоидных видов выявлен только компактоидный тип колоса. Он характеризуется более слабой, чем у мягких пшениц, выраженностью признака. Форма tetraThatcher отличается от сорта Thatcher (рис. 1.24, А) новым признаком – полукомпактоидностью (см. рис. 1.24, В).

Впервые наследование признака “компактоидность” описал Е. Malinowski [1914], обнаруживший в гибридной комбинации от скрещивания образцов *T. dicoccum* разновидностей *muticum* (с длинным неплотным колосом) и *pusnium* (с полукомпактоидным колосом скверхедного типа) в

F_1 гибридов доминирование неплотного типа колоса. В F_2 гибридов этим же автором наблюдалось расщепление, сводимое к двум парам генов:



В наших исследованиях мы наблюдали полное соответствие наследования признака с предложенной Е. Malinowski [1914] схемой. В F_2 гибридов *tetraThatcher* на *Black Winter Emmer* расщепление на некомпактоидные—компактоидные наблюдалось в отношении 112 к 9 (табл. 1.17). Вероятно, авторы тетраформы в силу каких-то причин оставили такой тип колоса у *tetraThatcher* (см. рис. 1.24, В).

Заметим, что ни одна из родительских форм, ни *Thatcher*, ни *Stewart 63*, не обладает данным признаком (см. рис. 1.24, А, Б). Вероятно, рецессивный ген также имеется у гексаплоидной пшеницы, но ингибиру-



Рис. 1.24. Тип колоса у *Thatcher* (А), *Stewart 63* (Б), *tetraThatcher* (В), *Black Winter Emmer* (Г) и у растения F_2 гибридов с компактоидным типом колоса (Д) (из: [Гончаров Н.П., 1997]).

Таблица 1.17

Изучение наследования типа колоса у тетраплоидных форм мягкой пшеницы, лишенных генома D, и у образцов тетраплоидных видов пшениц (по: [Гончаров Н.П., 1997], с добавлением)

Комбинация скрещивания	Расщепление в F ₂ гибридов		χ^2	
	нормальных	компактоидных	3:1	15:1
tetraThatcher × Black Winter Emmer	112	9	19,90	0,29
Black Winter Emmer × к-17784	59	7	7,29	2,14
Шарик × Black Winter Emmer	19	5	0,22	8,71
Шарик × PI 420948	0	60	–	–
tetraThatcher × Шарик	0	73	–	–
tetraThatcher × Langdon 222	24	14	2,84	60,69

ется генами генома D. Гену нами присвоен символ *sc1* (от. англ. *semicom-pactoid*), не аллельному ему гену сорта Black Winter Emmer – *sc2* [Гончаров Н.П., 1997]. Ген *sc1* у тетраплоидных пшениц дает полукомпактоидный тип колоса, а комплементарно с *sc2* обуславливает компактоидный тип колоса (см. рис. 1.24, Д). Вывод о наличии у tetraThatcher только одного рецессивного гена подтверждается тем, что в потомстве гибридов Black Winter Emmer с другими сортами тетраплоидных пшениц мы наблюдали проявление компактоидности с частотой 1 к 15 (см. табл. 1.17). Таким образом, сорт полбы Black Winter Emmer несет один рецессивный ген *sc2*, модифицирующий проявление полукомпактоидности до компактоидности в случае наличия гена *sc1*. При скрещивании tetraThatcher на Langdon 222 выявлено моногенное наследование признака компактоидность у tetraThatcher (см. табл. 1.17).

Согласно полученным данным, рецессивный ген выявлен у линий tetraChinese Spring и Шарик. Ген(-ы), детерминирующий (детерминирующие) проявление компактоидности у линии Шарик, идентичны таковым линии PI 420948 (см. табл. 1.17).

Компактный тип колоса у диплоидных пшениц. У диплоидных видов компактная форма колоса характерна только для *T. sinskajae* (см. рис. 1.18, А). В табл. 1.18 представлены результаты изучения наследования признака у *T. sinskajae*.

Таблица 1.18

Наследование компактоидности у диплоидного вида *T. sinskajae* (из: [Гончаров Н.П. и др., 2007б])

Гибриды с <i>T. топососсит</i>	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	компактных	нормальных	1:3	1:15
PI 306547	21	65	0,02	48,45
PI 13962	134	338	2,89	394,86
KU 104-2	8	27	0,09	16,47
PI 272557	10	32	0,03	22,10

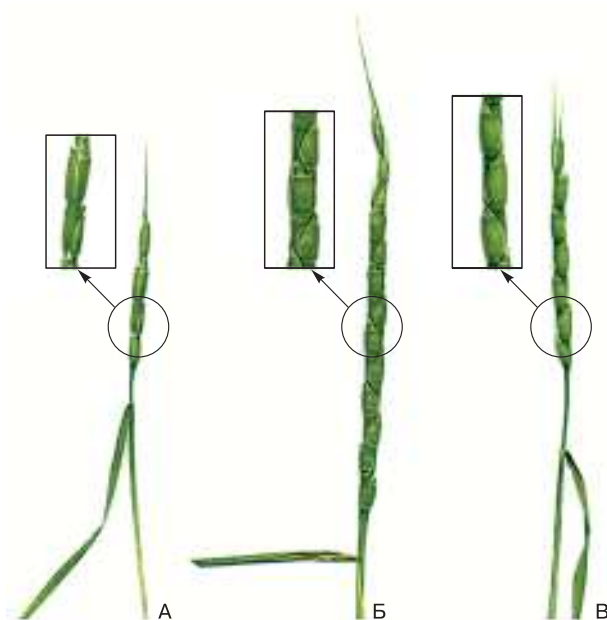


Рис. 1.25. Полиморфизм по плотности колоса у образцов *Ae. squarrosa* (из: [Goncharov N.P. et al., 2002]):

А – KU 2009, Б – KT-120-16, В – к-865.

У диплоидного вида *T. sinskajae* признак контролируется моногенно по рецессивному типу. Причем по форме колоса *T. sinskajae* ($D = 40$) напоминает tetraThatcher ($D = 38-41$).

Обнаружено, что у межвидовых пентаплоидных BAADD ($2n = 35$) растений, в отличие от гексаплоидных, одна доза доминантного гена *C* выражена

слабее (см. рис. 1.20). Предприняв поиск и изучение плотноколосых форм *Ae. squarrosa*, мы обнаружили несколько образцов, похожих по плотности колоса на пентаплоидные гибриды (рис. 1.25). Изучение наследования признака в F_2 гибридов к-865 $\times$ KU 2009 дало следующие результаты: 29 растений плотноколосых, 51 растение с промежуточным типом колоса, 28 растений с нормальным типом колоса ($\chi^2_{1:2:1} = 0,13$). То есть признак контролируется моногенно по доминантному типу. Поскольку интрогрессия генов из *Ae. squarrosa* в настоящее время не отработана и мы не можем сравнить аллельность генов экспериментально, то можно только заметить, что компактность, контролируемая доминантным геном *C*, у ди- (*Ae. squarrosa*) и гексаплоидных (*T. compactum*) видов фенотипически проявляется различно (выраженность признака неодинакова).

1.2.3. Ломкоколосость

Признаки “пленчатость–голозерность” и “ломкоколосость” являются одними из основных, отбор по которым привел к становлению современного фенотипа голозерных возделываемых пшениц с неломким колосом. Признаки детерминированы доминантной аллелью гена *Q*, контролирующей плеiotропно ряд хозяйственно важных признаков, таких как спелтидность, форма и жесткость чешуи, ломкоколосость, длина колоса, высота растения (см. табл. 1.5).

Считается, что признак “ломкоколосость” был одним из решающих при одомашнивании (доместикации) большинства злаков, в том числе и пшениц. Однако развитие прочной оси колоса, по мнению Дж.Р. Харлан [1973], возможно, не было так важно для доместикации, как в настоя-

щее время теоретически полагают исследователи. По его наблюдениям, в 1960-е годы в Иране используемый местным населением для питания в неурожайные годы дикий ячмень *H. spontaneum* С. Koch жался серпом незрелым и затем оставлялся в копнах до полного созревания. Следовательно, упругая (неломкая) ось колоса не является абсолютно обязательным признаком для культивируемых растений при примитивном ведении сельского хозяйства. Однако она является хозяйственно важным и полезным признаком при интенсивном ведении хозяйства, а потому и вызывает определенный интерес исследователей.

Использование диплоидных пшениц в качестве одного из родительских компонентов при получении гексаплоидных пшениц обусловило перенос как желательных признаков (устойчивость к болезням и вредителям), так и ряда отрицательных (ломкоколосость и трудный обмолот). При получении амфиплоидов ломкий колос сохранили не только амфиплоиды тетраплоидных пшениц с пшеницами-однозернянками, но и таковые с голозерным видом *T. sinskajae* [Иванов Г.И., Корунчикова В.В., 1981; Таврин Э.В., 1989]. Для тритикологов вопрос первичности-вторичности ломкоколосости имеет принципиальное значение для филогенетических построений в роде *Triticum* и подтрибе *Frumintacea*. По мнению ряда авторов (см., например, Н.И. Вавилов [1965], К.А. Flaksberger [1930], К. Tsunewaki [1968] и др.), гексаплоидные ломкоколосые пленчатые (с трудным обмолотом) формы произошли в результате спонтанных скрещиваний мягкой пшеницы с тетраплоидными видами полбы. Между тем еще А. Schultz [1913] и Д. Ларионов [1914] считали пленчатый вид *T. spelta* исходной формой для мягкой пшеницы. Подробно мнения отечественных тритикологов на проблему происхождения *T. spelta* проанализированы П.А. Гандиляном [1967]. У межвидовых гибридов *Ae. ovata* на *T. dicoccum* было обнаружено доминирование ломкоколосости [Percival J., 1926]. Доминирование ломкоколосости у амфиплоида, полученного в результате скрещивания *Ae. longissima* на *T. durum*, также описано О.Н. Сорокиной [1937б].

Типы ломкоколосости видов-доноров элементарных геномов, а также амфиплоид $A^uA^uA^bA^b$, полученный П.А. Гандиляном и др. [1986], представлены на рис. 1.26. Видно, что у последнего отсутствует тип ломкоколосости, свойственный исходным формам, т. е. объединение двух разных типов ломкоколосости привело к ее отсутствию. Вероятно, первобытному земледельцу в таких случаях не требовался поиск мутантных неломкоколосых форм. Разные типы ломкоколосости у гексаплоидного вида *T. spelta* представлены на

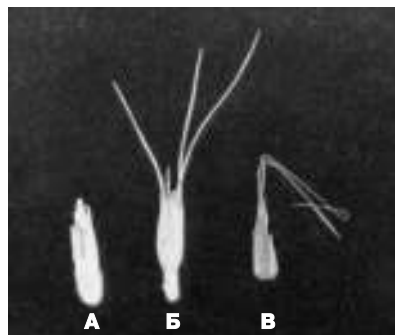


Рис. 1.26. Типы ломкоколосости у видов-доноров элементарных геномов и амфиплоида $A^uA^uA^bA^b$, полученного П.А. Гандиляном:

А – *T. urartu*; Б – амфиплоид $A^uA^uA^bA^b$, В – *T. boeoticum*.



Рис. 1.27. Типы ломкоколосости у *T. spelta*:

А – тип *Ae. squarrosa*; Б – тип *T. monococcum* (согласно классификации А.Е. Watkins [1930]), тип *spelta* и тип *dicoccum* соответственно).

рис. 1.27. Считается, что ее азиатские и европейские подвиды отличаются типом ломкоколосости [Пшеницы..., 1976]. Видимо, что при скрининге форм *T. spelta* можно обнаружить образцы с разным типом ломкоколосости даже у одного образца (в пределах одного колоса) (см. рис. 1.27, А, Б). Ранее двойкий тип ломкоколосости в пределах одного колоса описал В.Ф. Дорофеев [1966а] у ряда образцов спельты из Азербайджана.

Было обнаружено, что ломкоколосость связана со спельтоидностью [Leighty C.E., Bashnakian S., 1921]. Среди растений с колосом типа “мягкая пшеница” ломкоколосых форм ими не было обнаружено. Китайский исследователь Q.F. Chen [2001] предполагает наличие шести генов-модификаторов ломкоколосости (*wml*... *wm6*). Итальянские исследователи картировали три локуса, в том числе два QTL, модифицирующих ломкоколосость, на хромосомах 5А и 6А [Simonetti M.C., 1999]. Однако представленные для рассматриваемых гипотез в обеих работах фактические данные неубедительны.

Ряд тетраплоидных видов пшениц характеризуются ломким типом колоса. Это виды секции *Timopheevii* – *T. timopheevii* и *T. araraticum* и секции *Triticum* – *T. dicoccoides*, *T. karamyshevii*, *T. ispahanicum* и *T. dicoccum*. Однако значительное число образцов твердой пшеницы из Италии также имеют частично ломкоколосый тип колоса [Watanabe N., 2005]. В F₁ гибридов tetraChinese Spring на образец Зандури *T. timopheevii* доминирует ломкоколосость. Растения F₂ гибридов полностью стерильны, поэтому определить число генов, контролирующих признак, не было возможным.

Выделение вида *Ae. vavilovii* из гексаплоидного *Ae. crassa* 6× довольно условно – они отличаются по типу (характеру) ломкости колоса. Считают, что у *Ae. crassa* (рис. 1.28, А) колос после созревания распадается на сегменты, а у *Ae. vavilovii* (см. рис. 1.28, Б) он отпадает целиком [Chennaveeraiah M.S., 1960].

У ряда образцов *Ae. squarrosa* из Китая нами обнаружены формы, характеризующиеся пленчатостью и одновременно отсутствием у них ломкоколосости. К таким относится образец КТ-120-16, любезно предоставленный Н. Tsujimoto.

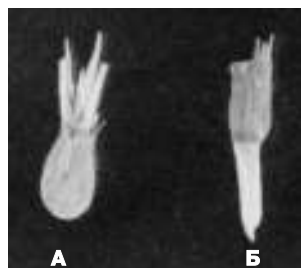


Рис. 1.28. Тип ломкоколосости у *Ae. crassa* (к-442) (А) и *Ae. vavilovii* (к-680) (Б).

Рис. 1.29. Тип ломкоколосости у амфиплоида A^bA^bSS (KU 212).

У амфиплоида A^bA^bSS (KU 212) ломкоколосость сохранилась, но по типу, как у *T. boeoticum* (рис. 1.29).

По данным П.А. Гандиляна, ломкоколосость *T. boeoticum* доминирует над ее отсутствием у *T. sinskajae* в F_1 гибридов между этими видами. В F_2 гибридов установлено моногенное расщепление [Гандилян П.А., 1990].

Пленчатость без ломкоколосости передана И.Ф. Лапочкиной [1999] в мягкую пшеницу от *Ae. speltoides*. В F_1 гибридов мягкой пшеницы с таким образом пленчатость доминирует. Срастание нижней цветковой пленки с зерном доминирует у амфиплоида *Ae. longissima* + *T. durum*, однако признак выражен в очень ослабленной форме [Сорокина О.Н., 1937б]. Известно, что у ячменя ломкоколосость доминирует и контролируется двумя доминантными генами *Bt* и *Bt2* [Харлан Дж.Р., 1973]. Культурные разновидности имеют рецессивные аллели одного, реже двух из этих генов. Причем все изученные китайские ячмени имели генотип *BtBt bt2bt2*, или восточный тип; все индийские – *btbt Bt2Bt2*, или западный тип [Takahashi R., 1955].

Подобно рису и ячменю у тетраплоидных видов эволюционной линии Emmer пшениц признак “неломкая ось колоса” контролируется рецессивными аллелями двух локусов *Br2* и *Br3* (от англ. *brittle rachis*), локализованных в хромосомах 3A и 3B соответственно [Watanabe N. et al., 2002]. У гексаплоидных пшениц выявлен еще один ген *Br1*, картированный на хромосоме 3D [Nalam V.J. et al., 2006]. N. Watanabe et al. [2002] предположили, что данные гены могут быть ортологичны таковым ячменя, а именно *Btr1* и *Btr2* [Nalam V.J. et al., 2006; Pourkheirandish M., Komatsuda T., 2007; см. Li W., Gill B.S., 2006], гены которого не ортологичны таковым *sh4* и *qSH1* риса.



1.2.4. Спельтоидность

Хотя и было обнаружено, что настоящая полба *T. spelta* является эндемичным видом Ирана [Kuskuck Н., 1959]⁵, широко она возделывалась только в Западной Европе [Фляксбергер К.А., 1938]. Кроме ломкоколосости этот вид характеризуется спельтоидностью (см. рис. 1.13, В), которая наследуется как моногенный доминантный признак [Leighty С.Е., Bashnakian S., 1921; Kajanus В., 1923]. Ген, контролирующий спельтоидность, обладает плеiotропным эффектом, обуславливая ломкость колоса и удлинение колосового стержня [Kajanus В., 1923]. Позже J. MacKey [1954] вопрос относительно доминантности–рецессивности признака основательно запутал. В настоящее время под одинаковым фенотипическим проявлением описываются два разных признака: спельтоидность (назовем ее истинная), характерная для вида *T. spelta*, и спельтоидность мутантов (хромосомных аберрантов) мягкой пшеницы (назовем ее цитогенетическая). Последние, как впервые правильно предположил Ö. Winge [1924], представляют собой не обычные мутации, а хромосомные аберрации (см. А. Håkansson [1930] и Б.И. Васильев, И.А. Каменик [1935]). Для таких аберрантов, растений с транслокациями [MacKey J., 1954; Papoglou Ch. et al., 1981] или делециями [Miller T.E., Reader S.M., 1982; Endo T.R., Mukai Y., 1988] по длинному плечу хромосомы 5А, было показано, что эти хромосомные мутации являются рецессивными по отношению к норме. Для обозначения их фенотипа был справедливо использован символ *q* [MacKey J., 1954]. Ген, контролирующий норму, получил символ *Q* и был локализован в длинном плече хромосомы 5А [MacKey J., 1954; Sears E.R., 1954]. Однако со временем исследователи об отличии генетического контроля спельтоидности у *T. spelta* и спельтоидных мутантов мягкой пшеницы забыли, и с легкой руки М.С. Swaminathan, М.В.Р. Rao [1961] и J. MacKey [1966], тому и другому гену был присвоен символ *q*. Проверить их аллельность в данной ситуации очень сложно, так как, вероятно, и делеция, и доминантный ген *T. spelta* расположены в близком участке(-ах) длинного плеча хромосомы 5А.

Результаты изучения наследования признака “спельтоидность” представлены в табл. 1.19. Кроме определения характера контроля признака по доминантному или рецессивному типу, они нас интересовали еще по двум причинам. Предстояло выяснить, во-первых, контролируется ли спельтоидность у *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* (Китай) и *T. spelta* (Европа) аллельными генами. П.А. Гандилян [1972в] из общих соображений полагал, что *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi*, возможно, является “персикоидом” иранской спельты, т. е. у этого подвида мягкой пшеницы и ген, обуславливающий спельтоидность, и ген, детерминирующий четыреххлостность, “совместно могут действовать” (с. 15). Во-вторых, нас интересовало,

⁵ Зафиксировано наблюдение: «Присланные в ВИР в 1963 г. Куккуком образцы, обозначенные им как “иранская спельта”, оказались частично при посеве в Ташкенте, по определению М.М. Якубцинера, типичной мягкой пшеницей» [Удачин Р.А., 1965, с. 128].

Таблица 1.19

Наследование спельтоидности у гекса- и тетраплоидных видов пшениц

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	спельта	норма	3:1	15:1
Triple Dirk D* × к-43376 <i>T. petropavlovskyi</i>	48	24	2,67	90,13
Triple Dirk B* × к-1731 <i>T. spelta</i>	59	28	2,40	90,86
Маслянинская* × к-1728 <i>T. spelta</i>	122	44	0,20	116,24
Triple Dirk B × к-53660 <i>T. spelta</i>	57	19	0	45,60
Xinjiang Wheat <i>T. petropavlovskyi</i> × к-45369 <i>T. spelta</i>	141	0	–	–
KU 502 <i>T. petropavlovskyi</i> × Federation	76	14	4,28	13,3
KU 509 <i>T. yunnanense</i> × KM322	22	1	–	–
Triple Dirk E × KU506 <i>T. yunnanense</i>	36	7	1,74	7,38
KU 502 × <i>T. aestivum</i> ssp. <i>petropavlovskyi</i>	76	14	4,28	13,30
к-28181 <i>T. macha</i> × Chinese Spring*	67	24	0,09	62,89
к-28181 <i>T. macha</i> × i: CS/ <i>T. spelta</i> 16H1534q	44	0	–	–
к-28181 <i>T. macha</i> × s: CS/ <i>T. spelta</i> 5A	78	0	–	–
KU 198 <i>T. dicoccoides</i> ** × KU 139-2 <i>T. carthlicum</i> **	88	33	0,33	91,27
KU 509 <i>T. yunnanense</i> × KM322*	22	1	–	–
Triple Dirk E* × KU 506 <i>T. yunnanense</i>	36	7	1,74	7,38
Triple Dirk D* × KU 221-24	40	16	0,68	47,61

Примечание. Одной звездочкой отмечены образцы мягкой пшеницы *T. aestivum*, двумя – образцы тетраплоидных видов.

контролируется ли спельтоидность у европейского и азиатского подвида *T. spelta* аллельными генами.

Несмотря на то что все изученные виды (*T. spelta*, *T. macha*, *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi*, *T. yunnanense*) дают расщепление по типу “спельта”–“норма” в соотношении 3 к 1, мы имеем дело с тремя разными доминантными генами. Во-первых, у трех последних образцов спельтоидность контролируется доминантным геном *Tg*, локализованным в хромосоме 2D. Во-вторых, спельтоидный фенотип *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* получается за счет стерильности базальных колосков. Ген, контролирующий признак, расположен близко от гена *Q*, и на выборке в 150 растений мы не наблюдаем появления выщепенцев.

У тетраплоидного вида *T. dicoccoides* признак контролируется, как и у гексаплоидных спельты и махи, моногенно по доминантному типу. К сожалению, низкая фертильность межвидовых гибридов *T. dicoccoides* на мягкая пшеница не позволяет изучить аллельность генов, обуславливающих спельтоидность, у этих видов “напрямую”.

В последнее время исследователи “реанимировали из небытия” замещенные линии Chinese Spring на европейскую спельту (образец P78-81-1 E.S. McFadden’a) и иранскую спельту (образец 407a, коллектор Н. Кук-кук), созданные E.R. Sears. Колос замещенной линии Chinese Spring/5A *T. spelta* 407a не обладает явно выраженной спельтоидностью. На основа-

нии этого некоторые авторы полагают, что ген *q* иранских спельт обладает иной экспрессией, чем таковой европейских спельт [Luo M.C. et al., 2000]. Корректность использования замещенных линий для работ такого плана обсуждалась нами ранее [Гончаров Н.П., 1985а]. Кроме того, интересно заметить, что сам Н. Кускус [1964] показал аллельность гена, детерминирующего спельтоидность у образцов европейской и иранской спельты, а также такового *T. macha* и синтетической спельты, полученной E.S. McFadden, E.R. Sears [1946], спельтоидность которой обусловлена геном *Tg*, расположенным в хромосоме 2D.

У пленчатых тетраплоидных видов пшениц не описано спельтоидных форм [Muramatsu M., 1986]. В то же время Н. Tsujimoto [2001] выделил ген *q^b*, контролирующий спельтоидную форму колоса из *T. dicoccoides*. У диплоидных пшениц то же. Признак имеется у донора генома В (G) пшениц, но у этого вида нет неспельтоидных форм, и поэтому сравнительно-



Рис. 1.30. *T. dicoccum* (А), F₁ гибридов (Б) и *Ae. speltoides* (В).

генетическое изучение наследования признака в настоящее время невозможно. При получении межвидовых гибридов между тетраплоидными пшеницами и *Ae. speltooides* спельтоидность доминирует (рис. 1.30).

Полученные японскими исследователями амфиплоиды с геномной формулой GGAASS (KU 200) имеют спельтоидную форму колоса (рис. 1.31). На основании этого можно сделать вывод, что ген, контролирующий спельтоидность у *Ae. speltooides*, доминантный, как и у мягкой пшеницы. Он должен быть расположен в хромосоме 5S (заметим, что в геноме В у полиплоидных пшениц к настоящему времени подобного гена не описано). Аналогичные результаты получены А.В. Симоновым и др. [2009], изучавшими спельтоидную интрогрессивную линию 84/98^w и показавшими, что интрогрессированный из *Ae. speltooides* ген Q^S , определяющий спельтоидную форму колоса у интрогрессивной линии, эффективен в гетеро- и гемизиготном состоянии. Однако в отличие от гена Q он не обуславливает пленчатость.

Ген q был картирован между делециями 5AL-7 и 5AL-23 у образца Chinese Spring [Gill K.S. et al., 1996].

Признание доминирования спельтоидности снимет проблему интерпретации результатов исследования E.R. Kerber, G.G. Rowland [1974] гексаплоидных синтетиков, полученных с использованием *Ae. squarrosa*. При таком межгенном взаимоотношении не потребуются строить гипотезы ступенчатого доминирования аллелей разных генов и присутствия рецессивной аллели tg и доминантной Q для экспрессии нормального фенотипа, как то делают авторы этих линий-синтетиков [Kerber E.R., Rowland G.G., 1974]. Согласно нашим результатам, доминантный ген Tg , локализованный в хромосоме 2D, доминирует над рецессивным геном q , расположенным в хромосоме 5A, и рецессивными алелями других геномов. Хотя до настоящего времени ген Q не был описан ни в хромосоме 5S *Ae. speltooides*, ни в хромосоме, ни в хромосоме 5D *Ae. tauschii* [Asakura N. et al., 2009; Ning S.-Z. et al., 2009].

Таким образом, наличие рецессивных мутаций в локусе Tg геномов В и D необходимо для легкого обмолота гексаплоидных пшениц, для этого их генотип должен быть следующим – $tg_{2B}tg_{2B}tg_{2D}tg_{2D}Q_{5A}Q_{5A}$ [Jantasuriyarat et al., 2004].



Рис. 1.31. Колосья амфиплоида KU 200 (геном GGAASS).

Таким образом, спельтоидность обуславливается двояко-доминантным геном *K T. spelta* (тип спельтоидов А по Н. Nilsson-Ehle [1917]) и мутацией по локусу *Q* (в понятиях J. MacKey [1954], т. е. тип спельтоидов С, согласно классификации Н. Nilsson-Ehle [1917]). Аллельное отношение данных локусов неясно. Также неясно, что происходит на регуляторном уровне генов при увеличении доз хромосомы 5А (см. эксперименты E.R. Sears [1954] и М. Muramatsu [1963, 1978, 1986]). М. Muramatsu [1985] считал, что *T. dicoccum* var. *liguliforme* Körn. имеет ген *Q* в четырех дозах, обуславливающий у нее компактную форму колоса. Однако, как и обыкновенную *T. dicoccum*, эту форму трудно обмолачивать, т. е. она имеет признак, не характерный для гена *Q*. На этом основании и в результате изучения мутантов по хромосоме 5А с компактным типом колоса нами сделано предположение, что *T. dicoccum* var. *liguliforme* имеет ген *Cp1*, который, как мы выявили, расположен дистальнее гена *Q* [Kosuge K. et al., 2012]. Таким образом, результаты, полученные К. Kosuge et al. [2008, 2012] на мутантах твердой и мягкой пшениц, позволяют сделать предположение, которое кажется более вероятным, чем гипотеза контроля типа колоса у *T. dicoccum* var. *liguliforme*, предложенная М. Muramatsu [1985].

Молекулярно-генетическое исследование гена *Q*⁶. Используя линии с делециями сорта Chinese Spring, T.R. Endo, B.S. Gill [1996] физически картировали ген *Q* в длинном плече хромосомы 5А. Для локуса *Q* была сконструирована генетическая карта высокого разрешения [Faris J.D., Gill B.S., 2002] и построен контиг протяженных геномных клонов на основе искусственных хромосом бактерий (BAC-контиг) пшеницы однозернянки *T. monoccum*, перекрывающий данный локус. В результате был обнаружен ген, имеющий высокую степень сходства с геном *APETALA2 (AP2) Arabidopsis* и косегрегирующий с геном *Q* пшениц. Показано, что ген *Q* состоит из 10 экзонов и 9 интронов и кодирует белок размером 447 аминокислот [Simons K.J. et al., 2006]. Сравнительный анализ последовательностей этого гена у представителей рода *Triticum* с генотипами *qq* (голозерность) и *QQ* (пленчатость) позволил выявить точечную мутацию в белок-кодирующей области, произошедшую в 8 экзоне мутации 2094G → 2094A, приводящей к замене аминокислоты Ile → Val, которая привела к появлению признака “голозерность” и формированию неломкого колоса, в то время как аллель *Q* дает дикий фенотип [Simons K.J. et al., 2006]. Устанавливая взаимосвязь в появлении признака “голозерность”, было показано, что мутации гена *Q*, приводящие к смене фенотипа, связаны с регуляцией экспрессии и количеством продукта [Simons K.J. et al., 2006]. Аллель *q* имел в колосьях, листьях и корнях более высокий уровень транскрипции, чем аллель дикого типа *Q*.

⁶ Раздел написан совместно с К.А. Головниной (ИЦиГ СО РАН). Исследование гена *Q* частично финансировалось по гранту РФФИ № 12-04-01099-а.

Поскольку для молекулярно-биологических исследований не важны “доминантность–рецессивность” генов, то для того, чтобы не вносить дополнительную путаницу, в данном разделе “доминантность–рецессивность” гена *Q* приведена в соответствие с полученными нами данными генетического анализа.

Интересно, что только копия гена *Q*, расположенная на хромосоме 5A, плейотропно регулирует набор хозяйственно важных признаков, имеющих прямое отношение к domestikации [Simons K.J. et al., 2006]. Функциональное значение гомологичных локусов на хромосомах 5B и 5D не было выявлено. Возможное объяснение – это вариабельность нуклеотидной последовательности, которая привела к потере или изменению функции соответствующих локусов. Секвенирование *Q* локуса, расположенного на хромосоме 5B сорта Langdon твердой пшеницы (*T. durum*), показало, что ген *q* в геноме В имеет высокую гомологию с геном *q* генома А по всей длине открытой рамки считывания. Однако обнаруженная делеция во втором экзоне приводит к сдвигу рамки считывания и образованию стоп-кодона в 805 позиции [Simons K.J. et al., 2006]. Подобные результаты были получены при клонировании и секвенировании кДНК гена *Q* у сорта Chinese Spring мягкой пшеницы и замещенной линии CS/5A *T. dicoccoides*. Было показано, что транскрипты с обоих геномов В и D укороченные [Simons K.J. et al., 2005]. В то же время недавно описанный ген *Q* у донора генома D полиплоидных пшениц *Ae. squarrosa* кодирует белок без каких-либо стоп-кодонов и повреждений и, вероятнее всего, является активным [Ning S.-Z. et al., 2009]. Обнаруженная вариабельность этого гена говорит только о возможном изменении его функции. Анализ данных литературы показывает, что эволюционный сценарий локуса *Q* диплоидных, полиплоидных пшениц и их ближайших родственников требует детального изучения.

В работе K. Golovnina et al. [2013] было проведено генетическое и молекулярно-биологическое исследование ди-, тетра-, гексаплоидных пшениц, их спельтоидных и голозерных форм (табл. 1.20). Полученные результаты позволяют предположить, что фенотипическое проявление признака контролируется неодинаково, однако большинство спельтоидных форм имеют в 329-й позиции гена *Q* аминокислоту Ile, тогда как формы с компактным либо нормальным колосом – Val (см. табл. 1.20). Исключения составляют диплоидные виды как рода *Triticum*, так и рода *Aegilops*. Морфология колоса диплоидных пшениц ближе к норме, а в 329-й позиции у них расположена аминокислота Ile, эгилопсы же имеют спельтоидный фенотип и в позиции 329 – Leu. Эти результаты дают основание полагать, что, возможно, данная позиция не является функционально важной и морфология колоса у изученных видов контролируется другим геном, который находится под управлением транскрипционного фактора *Q*. Было показано, что ген *Q* у эгилопсов не является поврежденным и имеет открытую рамку считывания без стоп-кодонов и выпадения экзонов. Это позволяет заметить, что повреждения гена *Q* в геномах В и D полиплоидных пшениц, приводящие к нефункциональным генам, произошли уже в составе полиплоидного генома.

Филогенетический анализ, проведенный в программе MEGA 4.1 (<http://www.megasoftware.net/>, Kumar et al., 2008) с использованием выравниваний, полученных с помощью алгоритмов Muscle и Clustal в программе Ugene (<http://genome.unipro.ru/>), показал близкое родство последовательностей гена *Q* полиплоидных видов и *T. urartu* (рис. 1.32). Разделение же полиплоидных видов произошло в соответствии с наличием

Таблица 1.20

**Морфология колоса и вариабельная позиции 2094
в последовательности гена Q (по: [Golovnina K. et al., 2013], с изменениями)**

Вид, образец	Признаки, определяющие морфологию колоса			Полиморфная а.к. в гене Q
	Голозерность/пленчатость	Ломкоколо-сость/неломкий колос	Спельтоидность/норма	329 Val/Ile экзон 8 п.н. 2094
<i>Диплоидные виды</i>				
PI 418587 <i>T. sinskajae</i>	Голозерная	Неломкий	Компакто-идный	G
PI 272516 <i>T. boeoticum</i> , KT3-21 и DV92 <i>T. monococcum</i> AY170867*, TA704 <i>T. urartu</i> AY702958	Пленчатый	Ломкий	?	G
<i>Ae. tauschii</i> (геном D) EU350482	То же	То же	Спельтоидный	C
<i>Тетраплоидные виды</i>				
Сорт Langdon <i>T. durum</i> AY702955, TA280 <i>T. carthlicum</i> AY702959, CItr 191826 <i>T. polonicum</i> AY714339	Голозерная	Неломкий	Норма	A
	То же	То же	То же	A
PI 467005 и IG 7016 <i>T. dicoccoides</i> , CItr 14621 <i>T. dicoccum</i> AY714343	Пленчатый	Ломкий	Спельтоидный	G
ATRI 17488/99 <i>T. militinae</i>	Голозерная	Неломкий	Норма	A
к-29547 (KU 108) <i>T. timopheevii</i>	Пленчатый	Слабо-ломкий	?	G
#403 <i>T. araraticum</i>	Пленчатый	Ломкий	Спельтоидный	G
<i>Гексаплоидные виды</i>				
Сорта: Новосибирская 67, Скала, Chinese Spring <i>T. aestivum</i>	Голозерная	Неломкий	Норма	A
KU 3377 <i>T. spelta</i> (Иран)	Пленчатый	Ломкий	Спельтоидный	G
<i>T. spelta</i> (Europe DS 5A) AY714341	То же	То же	То же	То же
<i>T. spelta</i> (European) (TA260) AY702960	»	»	»	»
i: ANK35A	»	»	»	»
i: Chinese Spring / <i>T. spelta</i> (16H1534)	»	»	»	»
i: Chinese Spring/ <i>T. dicoccoides</i> (16H1598)	»	»	»	»
<i>T. macha</i> AY714342	»	»	»	»
Сорт Langdon <i>T. durum</i> (геном B) DQ123819	Голозерная	Неломкий	Норма	C
<i>Рукотворные амфилоиды</i>				
6×AD7 (<i>T. ispahanicum</i> × <i>Ae. cylindricum</i>)	Пленчатый	Ломкий	Спельтоидный	G
к-55251 <i>T. flaksbergeri</i>	Голозерная	Неломкий	Норма	A

Примечание. После вида в скобках указан номер линии, без скобок – номер последовательности гена Q в GenBank.

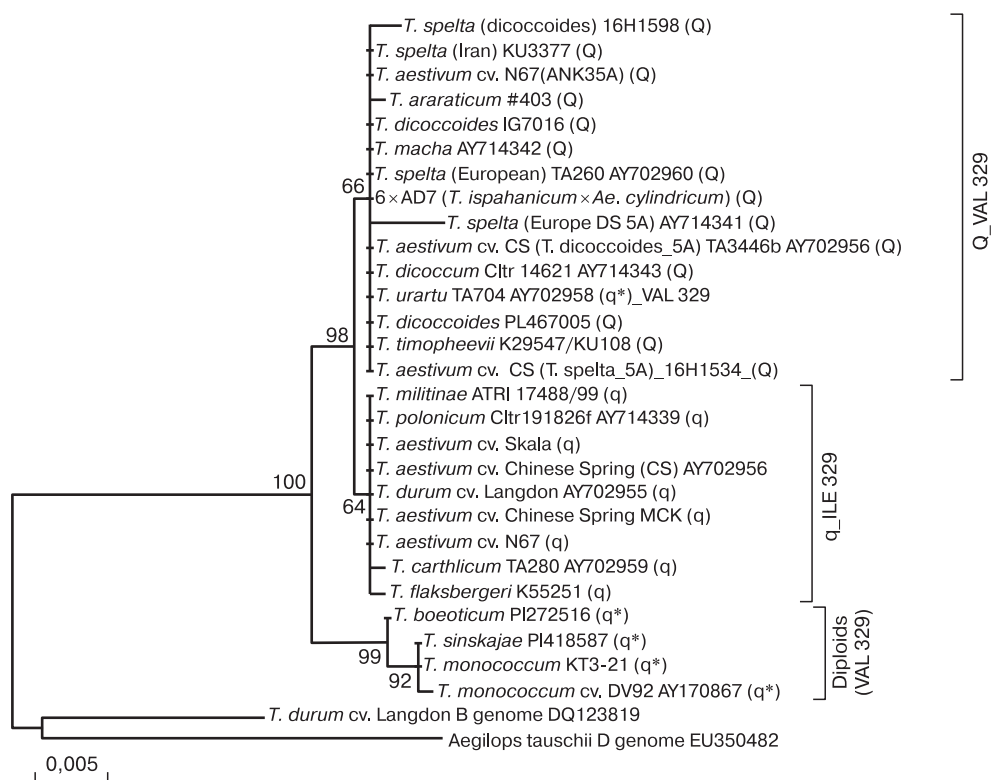


Рис. 1.32. Филогенетическое дерево, построенное методом ближайших соседей (из: [Golovnnina K. et al., 2013]).

q* означает, что регуляция экспрессии и функционирования данного гена у диплоидных видов происходит иначе, чем у полиплоидных. Номера AY..., DQ..., EU обозначают последовательности, доступные в GenBank.

доминантной или рецессивной аллели, т. е. наличием/отсутствием мутации в 329-й позиции. Гибридологический анализ показал, что гены, ответственные за проявление признака “спельтоидность”, у *T. dicoccoides* и *T. spelta* не аллельны, однако последовательность гена Q у обоих имеет в 329-й позиции Val. Замещенные линии мягкой пшеницы сорта Chinese Spring (CS) с 5A хромосомой *T. dicoccoides* и *T. spelta* CS/*T. dicoccoides* 5A и Chinese Spring/*T. spelta* 5A также имеют в Val в 329-й позиции и спельтоидный фенотип. Показано, что именно замена аминокислоты в этой позиции приводит к появлению нормального колоса у *T. aestivum* и увеличению экспрессии гена Q [Simons K.J. et al., 2006].

Признаком риса, аналогичным ломкоколосости у ячменя и пшениц, является осыпаемость. Его утрата возделываемыми видами риса была ключевым событием при их доместикации. S. Konishi et al. [2006] обнаружили, что ген *qSH1* (от англ. shattering) – главный локус, контролирующий неосыпаемость у риса посевного (*O. sativa*). Он кодирует гомеобокс-содержащий ген типа *BEL1* (от англ. bell). Авторы продемонстрировали,

что существующий нуклеотидный полиморфизм (single nucleotide polymorphism – SNP) 5'-регуляторного района данного гена вызывает потерю осыпаемости из-за нарушения формирования отделяющего слоя в месте прикрепления колосков к оси метелки. Анализ аллельной вариабельности гена *qSH1* показал высокую корреляцию SNP с осыпаемостью у подвида *japonica* риса посевного. Это указывает на то, что ген *qSH1* был мишенью при проведении искусственного отбора при доместикации риса. Ортологом гена *qSH1* у арабидопсиса является ген *REPLUMLESS (RPL)*, содержащий гомеобокс типа *BEL1* и участвующий в формировании отделяющегося слоя растрескивающейся зоны створки стручка.

1.2.5. Округлая форма зерновок (круглозерность)

Пшеницу свайных построек (Der kleine Pfahlbauten Weizen), или *T. antiquorum* Heer ex Udacz., впервые описанную в середине XIX в. по остаткам зерен в археологических раскопках в Швейцарии О. Heer [1865], считают одним из первых культивируемых человеком видов гексаплоидных пшениц [Удачин Р.А., 1991]⁷. Более того, некоторые исследователи отводят этому виду ключевое место в решении вопросов как филогении культивируемых (возделываемых) видов гексаплоидных пшениц, так и места их происхождения и роли Азиатского материка в этом процессе. Дикie пшеницы в Европе (за исключением Крыма) не встречаются, и про-

исхождение ее возделываемых видов связывают с азиатским регионом. Исключение – европейский подвид *T. spelta*, вероятно, произошедший в результате скрещивания пленчатой тетраплоидной пшеницы *T. dicossum* с гексаплоидным голозерным видом *T. aestivum*. Обнаружение в живом виде и описание *T. antiquorum* (рис. 1.33) на территории Таджикистана [Удачин Р.А., 1982] позволяет в настоящее время эксперимен-

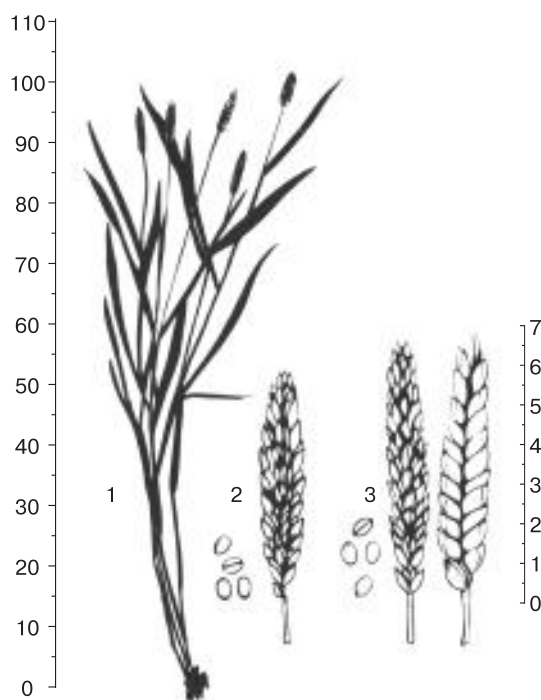


Рис. 1.33. *T. antiquorum* (колос и растение) (рис. и фото любезно предоставлены д.б.н. Р.А. Удачным):

1, 3 – *T. antiquorum* (Таджикистан, Памир); 2 – *T. antiquorum* (Швейцария).

⁷ Правда до сих пор вопрос об уровне пloidности пшениц, обнаруженных в свайных постройках, дискусионен [Schlumbaum A. et al., 1998].

Таблица 1.21

Изучение наследования формы зерновок в F_2 гибридов мягкой пшеницы с *T. antiquorum* и *T. sphaerococcum*

Сорт, образец	Форма зерновок		χ^2	
	округлая	нормальная	1:3	1:15
Triple Dirk B × к-23822*	156	508	0,80	336,97
к-23790* × к-23824*	57	0	—	—
Triple Dirk D × к-23790*	14	44	0,02	31,67
<i>Vrn8</i> × к-56398 <i>T. antiquorum</i>	18	82	2,61	23,56
к-56397 <i>T. antiquorum</i> × к-23790*	238	0	—	—
Triple Dirk F × к-23824*	35	104	0,002	85,01
Triple Dirk D × к-23824*	29	84	0,03	72,69
Triple Dirk D × к-5498*	10	25	0,24	29,76
Triple Dirk D × к-5496*	19	47	0,51	57,22
оз. × к-56397 <i>T. antiquorum</i>	31	79	0,59	90,30
Triple Dirk E × к-33761*	11	58	3,01	11,06
Triple Dirk D × к-33761*	33	97	0,01	81,23

Примечание. Звездочкой помечены образцы *T. sphaerococcum*.

тально решить ряд вопросов и снять “натяжки”, обычные при построении генетических классификаций, когда в качестве важных аргументов фило-генетической близости видов используются идентичные символы генов, хотя о генотипе того или иного вида в большинстве случаев судят только по сходству или различию их фенотипов.

Результаты изучения генетического контроля круглозерности у *T. sphaerococcum* и *T. antiquorum*, а также проверки гипотезы об аллельности генов, контролирующих признак у данных видов, представлены в табл. 1.21. При проведении теста на аллелизм генов, контролирующих круглозерность у *T. sphaerococcum* и *T. antiquorum*, мы использовали все имеющиеся в нашем распоряжении образцы последнего вида. Так как гены, контролирующие выраженность признака у обоих видов, рецессивные, следовательно, в F_1 гибридов в случае их неаллельности должен был появиться “дикий фенотип” (норма), т. е. зерновки должны были иметь не-округлую форму. В F_1 гибридов от скрещивания к-56398 *T. antiquorum* с к-23790 *T. sphaerococcum* получено 15 зерен с округлой формой. Следовательно, ген, контролирующий круглозерность у к-56398 *T. antiquorum*, аллелен таковому образцу к-23790 *T. sphaerococcum*. В F_2 гибридов к-56397 *T. antiquorum* на к-23790 *T. sphaerococcum* расщепление по форме зерновок также не было выявлено.

Результаты изучения совместного наследования ряда генов, контролирующих “маркерные” признаки у *T. sphaerococcum* × *T. compactum*, представлены в табл. 1.22.

Локализация генов, контролирующих округлозерность у образца к-56398 *T. antiquorum*, выполнена с использованием полученных на сорте Саратовская 29 в лаборатории генетики пшеницы Института цитологии и генетики СО РАН [Майстренко О.И. и др., 1988] моносомных по хромосо-

Таблица 1.22

Результаты изучения совместного наследования

Ген А	Ген В	Число потомков с фенотипами									χ^2 для независимого наследования	Частота рекомбинации и ошибка, %
		A/B	A/h	A/b	h/B	h/h	h/b	a/B	a/h	a/b		
C	s1	18	2	11	3	46	0	20	15	4	65,77***	61,47 ± 4,31
C	B1	12	13	11	18	26	4	9	16	12	9,66	47,11 ± 4,52
B1	s1	6	7	11	5	34	15	4	21	13	8,64	45,87 ± 4,60
Hg	s1	13	47	28				2	15	11	1,31	44,38 ± 5,62

Примечание. А, а – ген А; В, в – ген В; h – гетерозиготы. *** – $P > 0,999$. C – компактный тип колоса, B1 – безостость, s1 – округлая форма зерновки, Hg – опушение колосковых чешуй.

мам 3В и 3D линий. Результаты локализации в хромосомах генов, контролирующей округлую форму зерновок при изучении F_1 и F_2 гибридов моносомных растений Саратовская 29 на к-56398 *T. antiquorum* и соответствие им, а также теоретически ожидаемые частоты расщепления представлены в табл. 1.23.

Видно, что критической хромосомой для гена, контролирующего округлую форму зерновок образца к-56398 *T. antiquorum*, является хромосома 3D. Показано, что у изученных образцов *T. sphaerococcum* и *T. antiquorum* данный признак обусловлен единственным аллельным рецессивным геном (см. табл. 1.21). E.R. Sears [1947] у *T. sphaerococcum* также локализовал в этой хромосоме рецессивный ген s, контролирующей округлую форму зерновок. Однако результаты работ о локализации генов относительно плеч хромосомы 3D у *T. sphaerococcum* противоречивы. M.V.P. Rao [1977] сообщает о расположении гена в коротком плече, японские исследователи – в длинном [Koba T., Tsunewaki K., 1978]. Так как цитируемые авторы работали на разном материале, то подобное противоречие может быть обусловлено в том числе и контролем признака у различных образцов разными генами, а также методической сложностью при локализации признака, контролируемого генами материнского растения. К настоящему времени имеются публикации об обнаружении неаллельных доминантных генов округлозерности у мутантов мягкой пшеницы [Мельник В.М., 1988; Salina E. et al., 2000]. На основании полученных нами результатов можно сделать

Таблица 1.23

Расщепление по форме зерновок в F_1 и F_2 гибридов моносомных растений от скрещивания моно3В и нулли3D Саратовская 29 на к-56398 *T. antiquorum*

Моносомная линия сорта Саратовская 29	Форма зерновок		χ^2	
	округлая	нормальная	1:3	1:15
F_1 моно3В	0	16	–	–
F_1 нулли3D	6	0	–	–
F_2 нулли3D	55	0	–	–

заключение об идентичности генов, контролирующих у изученных образцов данных видов признак “круглозерность”, и обозначить ген у *T. antiquorum* также символом *s*, и что этот ген расположен в той же хромосоме и у вида *T. sphaerococcum*, а именно в 3D. Поскольку круглозерность – основной признак, определяющий видовую принадлежность как *T. sphaerococcum* [Мак Кей Дж., 1989], так и *T. antiquorum* [Удачин Р.А., 1991], и гены, контролирующие его проявления у данных видов аллельны, мы можем записать их генотипы по таксономически важным генам как $C_2C_2 ss$.

Является ли округлозерность признаком примитивных видов и может ли данный признак быть использован как критерий эндемичности при определении микрогенцентров [Жуковский П.М., 1985а] или нет, для такого суждения в настоящее время недостаточно экспериментальных данных. Мы можем только сделать заключение о том, что рецессивный ген *s*, контролирующий округлозерность у вида *T. antiquorum*, аллелен таковому *T. sphaerococcum*. К сожалению, роль генов *C* и *s* не проясняет филогении пшениц и не дает предпочтения ни одной из схем возможного происхождения гексаплоидных видов, так как оба эти гена локализованы в хромосомах генома D, т. е. “пришли” в гексаплоидные виды пшениц от *Ae. squarrosa*. Заметим, что ни среди имеющихся в настоящее время в мировой коллекции ВИР, ни среди ранее описанных П.М. Жуковским [1928] форм *Ae. squarrosa* ни с округлой формой зерна, ни с компактным колосом нет. Поэтому требуется детальное сравнительно-генетическое изучение вида *T. antiquorum* по другим, желательно расположенным в геномах A и B, генам, т. е. имеющимся у тетраплоидных видов пшениц. Это тем более актуально, так как Е.Н. Синская [1969] считает *T. antiquorum* интегральным видом, сочетающим в себе признаки как общие родственным “древним” (исчезнувшим и существующим), так и “эволюционно молодым” видам пшениц, отводя ему ключевую роль в эволюции видов рода. Причем к “древним” признакам она относит и округлозерность.

1.2.6. Персикоидность (тетраостость)

T. carthlicum – наиболее интересный тетраплоидный вид, с точки зрения ряда исследователей, для построения филогенетических связей в роде *Triticum*. Он отличается от всех других видов рода наличием остей одновременно на колосковых и цветковых чешуях (рис. 1.34, Б). Этот признак получил название “персикоидность” от нелегитимного названия вида *T. persicum* Vav. Известно, что признак “персикоидность” (“тетраостость”) не передается в результате скрещиваний мягким пшеницам. У них “персикоиды” несут только слегка удлиненные остевидные придатки на колосковых чешуях [Вавилов Н.И., 1965; Гандилян П.А., 1972в]. В этом плане интересны формы *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi*, имеющие наиболее выраженное среди гексаплоидных видов пшениц проявление признака “наличие остей на колосковых чешуях”. Однако и у форм этого подвида проявление признака менее значительно по сравнению с таковым у *T. carthlicum*.

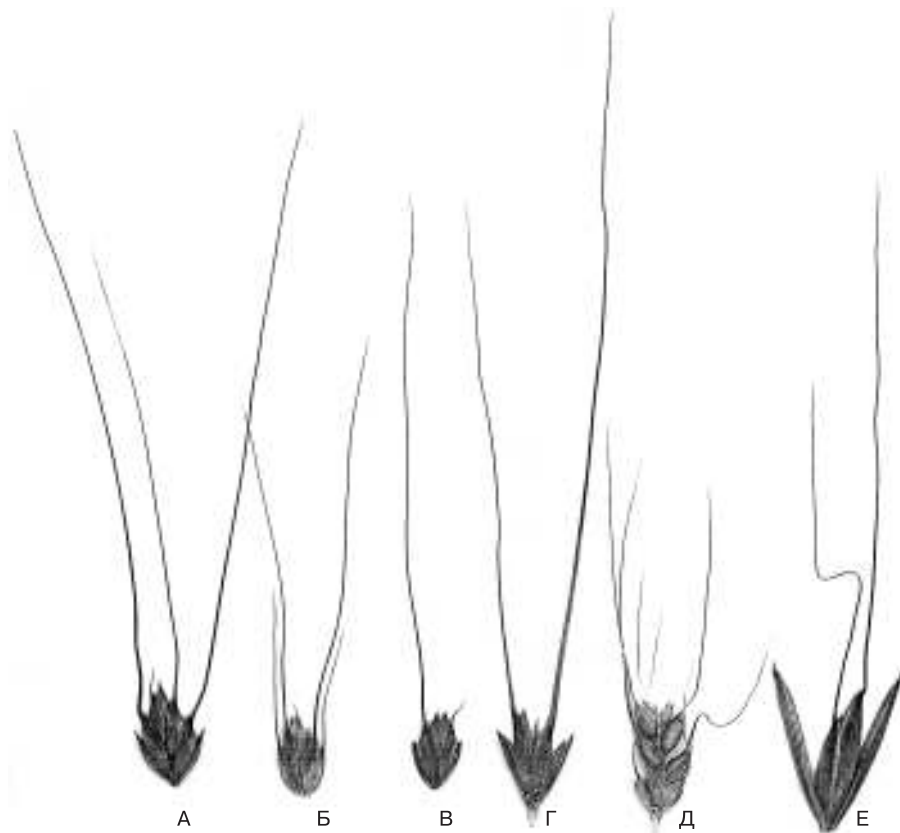


Рис. 1.34. Форма остистости у тетраплоидных видов пшениц (в натуральную величину).

А – KU 133 *T. durum*; Б – KU 139-2 *T. carthlicum*; В – KU 117 *T. dicoccum*; Г – KU 198 *T. dicoccoides*; Д – KU 148 *T. turgidum*; Е – KU 144 *T. polonicum*.

Результаты изучения наследования признака “персикоидность” (“тетраостость”) у тетраплоидного вида *T. carthlicum* представлены в табл. 1.24. Как было отмечено ранее другими авторами, признак наследуется моногенно по рецессивному типу.

Таблица 1.24

Наследование персикоидности у *T. carthlicum*

Комбинация скрещивания	Получено растений в F ₂ гибридов		χ^2	
	персикоидных	нормальных	1:3	1:15
BS1E × к-17698 <i>T. carthlicum</i>	32	98	0,01	74,83
к-17698 <i>T. carthlicum</i> × Black Winter Emmer	14	59	1,32	20,82
BS1E × к-13836 <i>T. carthlicum</i>	11	43	0,62	18,38

Примечание. BS1E – i: Black Spring *Vrn1* Emmer.

Ниже представлены результаты изучения совместного наследования опушения колоса и персикоидности в комбинации скрещивания BS1E × к-17698 *T. carthlicum*:

	Норма	Персикоиды
<i>Hg</i>	24	15
<i>hg</i>	13	3

$\chi^2_{\text{pers}} = 1,75$; $\chi^2_{\text{hg}} = 0,49$; $\chi^2_{\text{для независимого наследования}} = 4,44$.

Гены, контролирующие проявление признаков “персикоидность” и “опушенные колосковые чешуи”, наследуются независимо.

Филогения *T. carthlicum* запутана. Кроме того, часть разновидностей этого вида являются безостыми, полуостистыми и, вероятно, не имеют рецессивного гена, обуславливающего у остистых форм “персикоидность”. Насколько верно отнесение к *T. carthlicum* таких “промежуточных” форм, смогут показать лишь дальнейшие скрупулезные исследования. Вид был выделен (описан) на основании иммунитета к грибным болезням [Вавилов Н.И., 1919], и, вероятно, часть образцов могла быть классифицирована ошибочно. Из 192 полуостистых и остистых растений F_2 гибридов 821В *T. carthlicum* (безостый) на 813В *T. durum* (остистый) ни у одного растения не обнаружено наличия остей одновременно на колосковых и цветковых чешуях. Они не были нами обнаружены и ни у одного из изученных растений в семьях F_3 гибридов. В F_1 гибридов КУ 117 *T. dicoccum* на КУ 139-2 *T. carthlicum* признак “наличие одной ости” доминирует над “персикоидностью” (“тетраостостью”).

У диплоидных видов некоторые разновидности *T. boeoticum* имеют остевидные придатки на колосковых чешуях. Однако, как и у гексаплоидов, такой выраженности признака, как у *T. carthlicum*, не обнаружено. У амфилоидов КУ 221-4 и КУ 221-26, полученных на основе *T. carthlicum*, ости на колосковой чешуе выражены не так сильно, как у *T. carthlicum* (см. рис. 1.34, Б). Для гена, контролирующего тетраостость, П.А. Гандилянном [1978] был предложен символ *Ta* (от лат. *tetraaristata*), так как автор полагал, что персикоидность доминирует. Считаем целесообразным сохранение символа, однако так как нами показано, что признак контролируется по рецессивному типу, то ген следует обозначить *ta* (см. ниже табл. 1.61). М.А. Наque et al. [2011] картировали ген *ta* на длинном плече хромосомы 5А, присвоив ему символ “*t*”.

1.2.7. Ветвистоколосость

Среди гексаплоидных пшениц имеется ветвистоколосый вид *T. vavilovii* [Якубцинер М.М., 19596]. Являясь “классификационным” (систематическим), признак “ветвистоколосость” также отличает ряд разновидностей тетраплоидного вида *T. turgidum* (см. рис. 1.34, Д) от остальных видов тетраплоидных пшениц. Диплоидных видов пшениц с ветвистой формой колоса не описано [Пшеница, 1979]. Тип ветвистости колоса у *T. vavilovii* и *T. turgidum* различен, и до настоящего времени не удалось интрогрессировать этот признак из тетраплоидных видов в гексаплоидные, хотя

получению ветвистоколосых высокоурожайных мягких пшениц уделялось значительное внимание как у нас в стране [Якубцинер М.М., 1950; Dobrovolskaya O. et al., 2009], так и за рубежом [Martinek P., Bednář J., 1998]. Якубцинер М.М. [1947] приводит список местных названий ветвистоколосых пшениц, используемый в различных странах, полагая что их обилие указывает на популярность форм с таким колосом у земледельцев, так как считается, что такие формы имеют более продуктивный колос. Например, по-китайски ветвистая пшеница называется “руки бога” [Горский А.М., 1958]. Е. von Tschermak [1910] писал, что ветвистоколосость у *T. turgidum* рецессивна по отношению к норме и контролируется моногенно. Позже ген *bh* (от. лат. *brachiatus*), контролирующей ветвистоколосость у *T. turgidum*, был локализован в коротком плече хромосомы 2А линии PI 349056 [Klindworth D.L. et al., 1997]. У *T. turgidum* ветвистоколосость контролируется по иному типу, чем у *T. vavilovii* [Sharman B.C., 1967].

Результаты наследования признака “ветвистоколосость” у ряда разновидностей *T. turgidum* представлены в табл. 1.25. Как видно, при использовании либо скороспелого сорта (в данном случае таковым был сорт твердой пшеницы Langdon), либо в условиях жаркого сухого лета (комбинация скрещивания к-9276 *T. turgidum* на линию полбы BS1E), т. е. в условиях сокращенного вегетационного периода у анализируемых растений расщепление отклоняется от моногенного за счет резкого уменьшения числа ветвистоколосых растений. Таким образом, “физиологическая” природа ветвистоколосости (четкое проявление только у позднеспелых форм) часто затрудняет проведение генетического анализа признака. Максимальное отклонение от теоретически ожидаемого дала линия Langdon 2D-2A (см. табл. 1.25), что можно с некоторыми оговорками интерпретировать как подтверждение локализации гена *bh* в хромосоме 2А. Недавно М.А. Наке et al. [2012] картировали ген с точностью до плеча в 2AS.

Вероятно, ветвистоколосые формы у тетраплоидных видов пшениц были отселектированы при возделывании на орошении, что позволяло полнее использовать потенциал продуктивности их колоса. Хотя у *T. monosocum* – единственного возделываемого диплоидного вида – признак “ветвистоколосость” не описан. В то же время считается, что в Древнем Шумере на поливе использовались ветвистоколосые формы этого вида.

Таблица 1.25

**Наследование признака “ветвистоколосость”
у позднеспелых форм тетраплоидных видов рода *Triticum***

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	ветвисто- колосых	нормаль- ных	1:3	1:15
к-13489 <i>T. turgidum</i> × BS1E	24	74	0,01	55,64
Langdon 6D-6A × линия ‘branch’	23	113	4,74	26,38
Langdon 2D-2A × к-16156 <i>T. turgidum</i>	19	17	9,48	103,14
к-9276 <i>T. turgidum</i> × BS1E	11	73	6,35	6,71
tetraChinese Spring × к-13489 <i>T. turgidum</i>	4	23	1,49	3,38
BS2E × к-39297 <i>T. polonicum</i>	28	72	0,48	80,74



Рис. 1.35. Новый тип ветвистоколосости во 2-м (А), 4-м (Б) и 5-м (В) поколениях гибридов от скрещивания *T. polonicum* на 166-Schakheli *S. cereale* (из: [Aliyeva A.J., Aminov N.K., 2011]).

Из-за своей нестабильности ветвистоколосость является плохим классификационным признаком у *T. turgidum*. Более того, кроме *T. turgidum* ветвистоколосые формы описаны у ряда поздних образцов *T. polonicum* (см. табл. 1.25).

Скорее всего, новый тип ветвистоколосости был интрогрессирован из ржи (рис. 1.35).

1.2.8. Длинная колосковая и цветковая чешуя (полоникумность)

У тетраплоидной пшеницы *T. polonicum* колосковая и цветковая чешуи очень длинные (в среднем около 30 мм) (рис. 1.34, Е), в то время как у твердой пшеницы их длина составляет чуть более 10 мм (см. рис. 1.34, А). Это один из наиболее часто изучаемых признаков тетраплоидных пшениц [Лепин Т.К., 1929; Engledow F.L., 1920, 1923; Malinowski E., 1926; Watanabe N., 1998; Watanabe N. et al., 1996]. Исследователи полагают, что он коррелирует с длиной зерновок, которая является очень важным хозяйственным признаком. F.L. Engledow [1920, 1923] обнаружил моногенный контроль признака. В его экспериментах колосья растений F_1 гибридов имели промежуточную выраженность признака. В F_2 гибридов наблюдалось расщепление 1:2:1. В то время как рецессивный класс по длине чешуи не отличался от родительской формы, класс форм с “длинной чешуей” далеко не достигал размеров этого признака у *T. polonicum*. Максимальная выраженность признака не была выявлена и в F_3 – F_5 гибридов. Этот феномен автор назвал поглощение (*shift*). По данным S. Matsumura (1950, цит. по: [Rules..., 1954]), расстояние между генами *P* и *Rc*, контролирующими соответственно “полоникумность” и красную окраску колесопиле, составляет 20,3 %. Ген локализован в хромосоме 7А *T. polonicum* [Watanabe N. et al., 1996]. Несколько более короткую, чем *T. polonicum*, колосковую чешую имеет другой тетраплоидный вид *T. ispahanicum* (рис. 1.36, В). У него показано наличие неаллельного гену *P1* гена *P2*, контролирующего удлиненную чешую, позже локализованного в хромосоме 7В [Watanabe N., 1998].



Рис. 1.36. Колосья изогенных по генам *P1* (А) и *P2* (В) линий твердой пшеницы сорта Langdon 222 (Б), созданные и любезно предоставленные N. Watanabe (Университет г. Ибараки, Япония) (для изогенной линии А донор *T. polonicum*, для изогенной линии В – *T. ispahanicum*).

Полученные нами результаты изучения признака “длинная чешуя” у *T. polonicum* даны в табл. 1.26.

Признак “длинная чешуя” также встречается у подвида вида *T. aestivum* ssp. *petropavlovskiyi*. Однако у него он выражен значительно слабее (рис. 1.37, Б). Удлиненная чешуя была отмечена в F_1BC_1 комбинации скрещивания к-44126 *T. aestivum* ssp. *petropavlovskiyi* на к-20538 *T. spelta*. Было получено 25 растений с длинной чешуей к 33 – с ко-

роткой, т. е. признак наследуется моногенно и контролируется доминантным геном. Умеренно длинную чешую мы можем наблюдать у *T. dicoccoides* (рис. 1.34, Г). В F_1 гибридов KU 198 *T. dicoccoides* на KU 139-2 *T. carthlicum*, а также BS1E на G174 *T. dicoccoides* наблюдалось доминирование длинной чешуи. В F_2 гибридов KU 198 *T. dicoccoides* на KU 139-2 *T. carthlicum* и BS1E на G174 *T. dicoccoides* также наблюдалось доминирование длинной чешуи, получено расщепление: 42 растения с длинной чешуей типа *T. dicoccoides* к 18 растениям с нормальной чешуей, что соответствует моногенному по доминантному типу ($\chi^2 = 0,8$).

Группа местных пшениц под названием “Arrancada” была собрана в регионе Aveiro (40°37' с.ш., 9°25' з.д., Португалия) в 1950-х гг. Нами был изучен 51 образец этой группы из National Small Grains Collection (NSGC,

Таблица 1.26

Наследование признака “длинная чешуя” у *T. polonicum*

Комбинация скрещивания	Получено в F_2 гибридов		χ^2	
	длинная чешуя	короткая чешуя	3:1	15:1
Gaza × к-17893 <i>T. polonicum</i>	189	60	0,11	135,35
BS2E × к-39297 <i>T. polonicum</i>	63	30	2,61	107,36

Абердин, США) [Watanabe N. et al., 2004a]. Некоторые из них отличались от других образцов мягкой и твердой пшеницы длиной чешуи (см. рис. 1.37). Ряд гексаплоидных форм имели фенотип, который можно найти только у образцов *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi*. Хотя ранее этот подвид был обнаружен только в сельскохозяйственных районах западной части бассейна реки Talimu, (Синьцзян, Китай) в 1948 г. До определения числа хромосом *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* считали мутантной формой *T. polonicum* [Якубцинер М.М., 1959а], позже вид был описан как *T. petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. [Удачин Р.А., Мигушова Э.Ф., 1970].

Мы получили 50 образцов под названием “Arrancada” из NGSC и Australian Winter Cereal Collections (AWCC, Tamworth, Australia). Согласно определению NGSC и AWCC, “Arrancada” состоит из 25 образцов *T. aestivum*, 1 образца *T. compactum*, 12 образцов *T. durum*, 11 образцов *T. polonicum* и 3 образцов *T. turanicum*. Мы исследовали образцы “Arrancada”, уделяя особое внимание наличию/отсутствию гена *P*, контролирующего длину колосковой и цветковой чешуи. При этом у гексаплоидной пшеницы даже, когда ген *P* был интродуцирован в нее, длина чешуи была



Рис. 1.37. Колосья сорта мягкой пшеницы Новосибирская 67 (А), к-44126 *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* (Б), PI 191620 (В), PI 191828 (Г), PI 191834 (Д), PI 191837 (Е), PI 191845 (Ж), PI 191872 (З), PI 191912 (И) и AUS 20561 (К) (из: [Watanabe N. et al., 2004a]).

Таблица 1.27

Характеристики гексаплоидных образцов “Arrancada” по признакам, связанным с длиной чешуи [Watanabe N. et al., 2006a]

Образец	Число хромосом (2n)	Длина колоса, см	Длина колосковой чешуи, мм	Остистость	Тип развития
к-44126 <i>T. aestivum</i> ssp. <i>petropavlovskiyi</i> (контроль)	42	13,1±0,9	19,0±1,3	+	Яровой
PI 191620	42	8,8 ± 0,6	18,5 ± 1,1	–	То же
PI 191828	42	5,5 ± 0,3	15,5 ± 0,8	+	»
PI 191834	42	18,5 ± 0,9	19,5 ± 1,1	–	»
PI 191837	42	12,5 ± 0,8	16,5 ± 0,9	+	»
PI 191845	42	9,5 ± 0,5	15,0 ± 0,8	–	»
PI 191872	42	10,5 ± 0,6	14,5 ± 0,7	+	»
PI 191912	42	8,0 ± 0,4	19,0 ± 1,2	–	»
AUS 20561	42	9,0 ± 0,5	21,0 ± 1,2	–	»

Примечание: Признаки оценивались на 10 колосьях с 10 различных растений.

короче, чем у тетраплоидной пшеницы [Watanabe N. et al., 1998]. Наличие длинной чешуи также всегда связывалось со стерильностью 5–12 базальных колосков, которые рассматриваются как рудиментарные органы у тетраплоидной и гексаплоидной пшениц. Число хромосом у всех образцов было посчитано. Четыре образца гексаплоидной пшеницы (PI 191828, PI 191845, PI 191872 и PI 191912) имели длинную чешую (табл. 1.27). Три образца гексаплоидной пшеницы (PI 191620, PI 191837 и AUS 20561) в генбанках были ошибочно классифицированы как *T. durum* из-за того, что их чешуя была короче, чем у *T. polonicum*. Восемь образцов имеют длинную чешую, и число хромосом у них равно 42. Колосья гексаплоидной пшеницы “Arrancada” показаны на рис. 1.37. Три образца “Arrancada” с длинной чешуей пшеницы имеют остистость. Мы также обнаружили, что восемь образцов гексаплоидной пшеницы “Arrancada” с нормальной длинной чешуи также были с остями. Ни у одного из образцов *T. polonicum*, из этой популяции остистых форм не было.

Наследование длины чешуи. Чтобы определить наследование признака “длина чешуи” у образцов “Arrancada” и оценить аллельные отношения, гексаплоидные формы “Arrancada” с длинной чешуей были скрещены с изогенной линией ANK30A (Новосибирская 67*10/*T. polonicum*) по признаку “длинная чешуя”, так как ранее ген, контролирующий длину чешуи, был локализован в длинном плече хромосомы 7A [Watanabe N. et al., 1996; Watanabe N., Imamura I., 2002a,b] и ANK-32A (Новосибирская 67*10/Chlorina-1), изогенной линией по признаку “хлорина”, так как ген *Cn-A1* (*Chlorina-1*) также расположен в длинном плече хромосомы 7A [McIntosh R.A. et al., 2008]. Линия Chlorina-1 имеет аллель *cn-A1a* гена *Cn-A1* [Sears E.R., Sears L., 1978]. ANK-32A (рис. 1.38) и ANK-30A были любезно предоставлены к.б.н. С.Ф. Ковалем. Растения F₂ гибридов от 16 комбинаций скрещиваний были выращены на экспериментальном поле и расклассифицированы (табл. 1.28). Цвет проростков определялся 3 раза с



Рис. 1.38. Изогенные линии хлорины, созданные С.Ф. Ковалем [1997] (фото любезно предоставлено к.б.н. В.С. Ковалем, ИЦиГ СО РАН).

Таблица 1.28

Результаты определения совместного наследования признаков “длинная чешуя” и “хлорина” в F_2 гибридов (по: [Watanabe N. et al., 2004a])

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов				χ^2			
	Длинная чешуя		Нормальная чешуя					
	Зеленое растение	Хлорина	Зеленое растение	Хлорина	Дигенное наследование (9:3:3:1)	Длина чешуи (3:1)	Окраска проростков (3:1)	Для независимого наследования
ANK-32A×PI 191620	91	24	21	21	16,260*	0,257	1,123	14,880*
ANK-32A×PI 191828	90	25	20	22	18,864*	0,257	2,040	16,566*
ANK-32A×PI 191834	140	28	29	23	16,251*	0,218	0,388	15,644*
ANK-32A×PI 191837	113	31	16	11	10,010*	1,855	0,029	8,126*
ANK-32A×PI 191845	110	30	22	17	8,243*	0,985	0,151	7,107
ANK-32A×PI 191872	110	38	20	13	12,117*	1,211	0,179	10,726*
ANK-32A×PI 191912	117	29	22	19	11,864*	0,943	0,045	10,829*
ANK-32A×AUS 20561	119	31	26	19	8,496*	0,385	0,043	8,069*
Суммарно	890	198	176	145	94,812*	0,324	3,696	90,792*

Примечание. Значение χ^2 при $P = 0,05$ равно 3,84; * – значимо при $P < 0,01$.

недельными интервалами, начиная со стадии второго листа. Для трех комбинаций скрещиваний – ANK-32A на PI 191828, ANK-32A на PI 191837 и ANK-32A на PI 191872 – между генами *P* и *sn-A1a* был изучен характер совместного наследования. Карта между ними была построена с использованием функции Kosambi [Kosambi D.D., 1944]. Расстояние между генами *sn-A1d* и *P* равно $39,2 \pm 2,98$ сМ.

Локализация гена *P*, контролирующего длину чешуи с точностью до плеча хромосомы. Для того чтобы определить положение гена *P* в хромосоме 7A, образец PI 191834 был скрещен с дителосомными линиями сорта Chinese Spring дитело7AL и дитело7AS. В F_2 гибридов растения из потомств монотелодисомных ($20'' + t1''$) растений в каждой комбинации скрещивания были расклассифицированы по длине чешуи (табл. 1.29).

Картирование гена *P* относительно центромеры. В потомстве F_2 гибридов от скрещивания (дитело7AL $\times$ PI 191834) $\times$ Chinese Spring число растений с числами хромосом 42 или $41 + t$ ожидалось в соотношении 1:1. Отношение 1:1 должно было соответствовать и распределению растений по длине чешуи. Полученные соотношения достоверно не отличаются от теоретически ожидаемых (табл. 1.30). Определение совместного наследования между геном *P* и центромерой дало расстояние, равное $12,4 \pm 0,5$ сМ.

Таблица 1.29

Анализ расщеплений в F_2 гибридов потомств монотелодисомных ($20'' + t1''$) растений по длине чешуи (по: [Watanabe N. et al., 2004a])

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ ²
	Длина чешуи		
	длинная	нормальная	
CS × PI 191834	169	49	0,740
дитело7AS CS × PI 191834	185	7*	46,694**
дитело7AL CS × PI 191834	139	36	1,830

Примечание. CS – Chinese Spring; * – $2n = 40 + t''$; ** – значимо при $P < 0,01$.

Таблица 1.30

Определение характера наследования между геном *P* и центромерой в комбинации скрещивания дитело7AL CS на PI 191834//CS (по: [Watanabe N. et al., 2004a])

Число хромосом	Получено в F ₂ гибридов		Отношение	χ ²
	Длина чешуи			
	длинная	норма		
42	42	6	По числу хромосом (1:1)	0,097 (df = 1)
41 + t	5	40	По длине чешуи (1:1)	0,011 (df = 1)
			Дигибридное (1:1:1:1)	27,919** (df = 3)
			Для независимого наследования	27,812** (df = 1)

Примечание. Значение χ^2 при $P = 0,05$ равно 3,84; ** – значимо при $P < 0,01$.

Вышеизложенные результаты подтверждают, что у популяции гексаплоидной пшеница “Arrancada” ген, обуславливающий длинную чешую, расположен в хромосоме 7A и аллелен гену *P1 T. polonicum*. Q. Chen et al. [1985] и N. Watanabe, I. Imamura [2002a] предположили, что *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* произошел как непосредственный гибрид между *T. aestivum* и *T. polonicum*, не согласившись с гипотезой П.А. Гандиляна [1972], который полагал, что *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* представляет собой “перскоид”, полученный в результате гибридизации *T. polonicum* и иранской спельты *T. spelta* ssp. *kuckuckianum* Gokg. Китайским исследователям больше нравится гипотеза происхождения пшеницы Петропавловского в результате скрещивания *T. polonicum* с *Ae. squarrosa* с последующей амфиплоидизацией [Yen C. et al., 1983]. Более подробно данные гипотезы будут рассмотрены в разд. 4.4.

Из диплоидных видов признаком “длинная чешуя”, с выраженностью почти как у *T. polonicum*, обладает вид *Ae. longissima*. Причем ген, контролирующий этот признак, также доминантный (см. рис. 1.17). Видим, что у амфиплоида *S^lS^lS^lS^l* (KU 45), полученного от скрещивания KU 5-1 *Ae. sharonensis* (короткая чешуя) на KU 4-1 *Ae. longissima* (длинная чешуя), наблюдается длинная чешуя.

1.3. ОПУШЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

Опушенность колоса (колосковой чешуи). У ди- и тетраплоидных видов пшениц показан моногенный контроль признака [Smith L. et al., 1948; Хинчук А.Г., 1929]. Являясь легко идентифицируемым, признак “опушенность колосковой чешуи” широко используется в качестве систематического [Пшеница, 1979]. Для него показан моно- [Tsunewaki K., 1966b] и дигенный [Howard A., Howard G.L., 1912] контроль. Правда последнее наблюдение ни разу не было подтверждено при проведении гибридологического анализа [McIntosh R.A. et al., 2008–2011]. Ген, контролирующий опушение колосковой чешуи сорта Golden Ball, с использованием 6× синтетика (сорт Golden Ball *T. durum* + *Ae. squarrosa* var. *typica*) был локализован в той же хромосоме 1A, что и у мягкой пшеницы [Tsunewaki K., 1966b, 1968]. Следовательно, и твердая, и мягкая пшеницы имеют аллельный ген. Моногенный контроль был определен и у диплоидного вида *T. monococcum* [Smith L., 1936]. Полагают, что признак обуславливает кондиционирование температуры колоса при ранних осенних заморозках [Maes B. et al., 2001].

В результате геногеографического изучения К. Tsunewaki [1968] определил, что у гексаплоидных пшениц наибольшее распространение гена *Hg* характерно для образцов Афганистана и Ирана. *T. sphaerococcum* он описал как неопушенный вид и не обнаружил опушенных мягких пшениц в Китае. В наших экспериментах и *T. sphaerococcum*, и ряд образцов китайских подвидов гексаплоидных пшениц *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi*, *T. tibetanum*, *T. junnanense* имеют формы с опушенным колосом (табл. 1.31).

Таблица 1.31

**Наличие опушенности колоса у изученных образцов
гексаплоидных видов пшениц**

Вид	Всего изучено	Опушенная колос- ковая чешуя	Процент
<i>T. aestivum</i>	228	8	3,51
<i>T. compactum</i>	34	0	0
<i>T. spelta</i>	39	1	2,56
<i>T. shaerococcum</i>	10	5	50,0
<i>T. aestivum</i> ssp. <i>petropavlovskyi</i>	10	4	40,0
<i>T. macha</i>	19	9	47,4
<i>T. tibetanum</i>	2	1	50,0
<i>T. junnanense</i>	6	3	50,0

Результаты изучения наследования признака “опушение колосовой чешуи” у гексаплоидных видов пшениц представлены в табл. 1.32. У всех изученных образцов он контролируется моногенно аллельным геном.

Наследование признака у *T. timopheevii* изучить трудно, так как все образцы этого вида имеют опушенный колос. Была создана линия с интрогрессией гена, контролирующего опушение колосковых чешуй, из *T. timopheevii* в сорт мягкой пшеницы Саратовская 29. Ген *T. timopheevii* алле-

Таблица 1.32

Наследование опушения колоса у гексаплоидных видов пшениц

Комбинация скрещивания	Колосковая чешуя		χ^2	
	опушенная	без опушения	3:1	15:1
Triple Dirk D × Jones Fife (<i>Vrn1</i>)	66	21	0,03	47,51
Triple Dirk B × к-8035	259	95	0,64	256,04
Triple Dirk B × к-42353	206	77	0,74	212,16
Triple Dirk B × к-42517	65	22	0,00	53,81
к-23790 <i>T. sphaerococcum</i> × к-23824 <i>T. sphaerococcum</i>	45	9	2,00	10,00
Triple Dirk D × к-23822 <i>T. sphaerococcum</i>	50	15	0,13	31,41
Triple Dirk B × к-23822 <i>T. sphaerococcum</i>	203	65	0,08	148,25
Тс+RL5288 × Ульяновка	121	63	2,77	174,05
к-44126 <i>T. aestivum</i> ssp. <i>petropavlovskyi</i> × к-20538 <i>T. spelta</i>	58	0	—	—
озимая × к-56398 <i>T. antiquorum</i>	42	17	0,46	51,26
Triple Dirk E × Саратовская 29*8/ <i>T. timopheevii</i>	263	0	—	—
KU 502 × Federation	63	27	1,2	86,64
Triple Dirk E × к-33761 <i>T. sphaerococcum</i>	69	0	—	—
Triple Dirk D × к-20900	72	22	0,12	47,2

Примечание. Образцы без указания видовой принадлежности относятся к *T. aestivum*.

Таблица 1.33

Наследование опушения колоса у тетраплоидных видов пшениц

Комбинация скрещивания	Колосковая чешуя		χ^2	
	опушенная	без опушения	3:1	15:1
Maaslomenel × к-16158 <i>T. turgidum</i>	432	0	—	—
BS1E × Maaslomenel	220	0	—	—
Black Winter Emmer × tetraPrelude	294	0	—	—
к-17784 × Gaza	18	4	0,55	5,35

лен таковому мягкой пшеницы (см. табл. 1.32), т. е. у этого вида, как и у всех других видов рода *Triticum*, опушение колоса также контролируется доминантным геном *Hg*.

У образца к-33761 *T. sphaerococcum* выявлен моногенный контроль признака, и ген аллелен *Hg* сорта Triple Dirk E (см. табл. 1.32).

В гибридной комбинации сорта Black Winter Emmer *T. dicoccum* на линию tetraPrelude в F_2 гибридов не наблюдали расщепления по признаку опушенные–неопушенные колосковые чешуи (табл. 1.33). Все растения F_2 гибридов характеризовались опушением колоса [Гончаров Н.П., 1997], поэтому мы сделали вывод, что и линия tetraPrelude имеет тот же самый ген. Таким образом, для признака “опушенная колосковая чешуя” у tetraPrelude, как и для исходного сорта Prelude [Tsunewaki K., 1966b], показан моногенный контроль. И у всех других изученных образцов тетраплоидных видов признак контролировался одним доминантным геном *Hg*. Однако обнаружена его различная экспрессия. Причем в некоторых случаях, как, например, в комбинации скрещивания 821В *T. carthlicum* × 813В *T. durum*, оказалось даже возможным определить характер наследования различной экспрессивности признака. Образец 821В характеризовался коротким опушением с “плешиной” в нижней части колосковой чешуи, образец 813В – длинным опушением (рис. 1.39). На наличие форм с

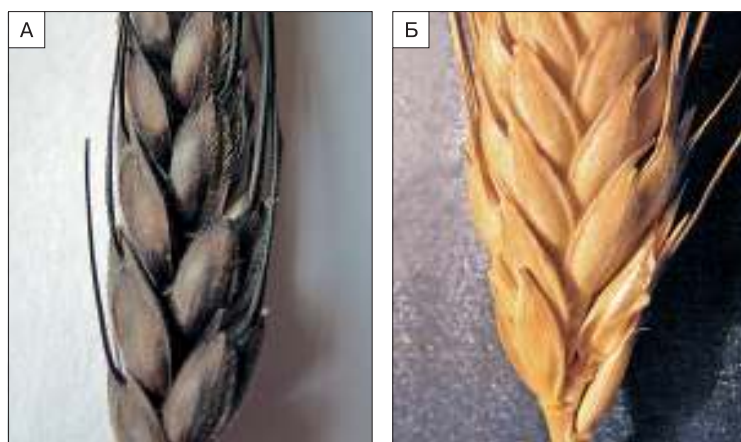


Рис. 1.39. Характер проявления признака “опушение колоса” у 821В *T. carthlicum* (А) (фото С.В. Банниковой) и 813В *T. durum* (Б).

“промежуточным” характером опушения колосковых чешуй у *T. durum* есть указание в работе A. Sourour, S.-A. Hajer [2010].

В F_2 гибридов 821В *T. carthlicum* на 813В *T. durum* обнаружено 139 растений с типом опушения как у 813В и 37 растений с типом опушения 821В. Правильность классификации была уточнена по результатам изучения растений F_3 гибридов. Выявлен моногенный контроль признака ($\chi^2_{3;1} = 1,49$).

F.L. Engledow, J.B. Hutchinson [1926] ранее показали, что в межвидовом скрещивании *T. turgidum* (с длинным опушением) на *T. durum* (с коротким опушением) различие между длинным и коротким опушением контролируется моногенно.

Результаты совместного наследования для ряда генов в комбинации скрещивания 821В *T. carthlicum* на 813В *T. durum* представлены в табл. 1.34.

Отсутствие сплошного опушения на колосковой чешуе (см. рис. 1.39, А) является видовым признаком *T. persicum* [Гандилян П.А., 1972в]. Видим, что ген Hg^C , контролирующий такой характер опушения колосковой чешуи у этого вида, расположен на расстоянии $21,32 \pm 7,13$ % рекомбинации от гена *Bg*, обуславливающего черный цвет чешуи. Полученные результаты позволяют надеяться на возможность определения сцепления между генами Hg^C и *Hg*, контролирующими разный характер опушения чешуи, в дальнейших исследованиях.

Опушение колоса у диплоидных видов. У *Ae. speltoides* обнаружен моногенный контроль признака “опушение колоса” (табл. 1.35). Гену нами присвоен символ $Hg2$, так как в геноме В у мягкой пшеницы ген, контролирующий опушение колоса, не описан [McIntosh R.A. et al., 2008–2011]. При изучении совместного наследования показано его отсутствие между генами, контролирующими опушение колоса и его безостость (см. табл. 1.35).

Результаты изучения наследования признака у диплоидных видов с геномом A^b даны в табл. 1.36. Для пары видов *T. sinskajae* на PI 13962

Таблица 1.34

**Результаты изучения совместного наследования
у 821В *T. carthlicum* на 813В *T. durum***

Ген А	Ген В	Частота рекомбинации между генами и ошибка, %	χ^2 для независимого наследования	Вероятность
<i>Gli-1</i>	<i>Gli2</i>	$31,62 \pm 4,87$	13,894	$P < 0,0005$
<i>Gli-1</i>	<i>Gli3</i>	$15,38 \pm 8,45$	29,345	$P < 0,0001$
<i>Gli-1</i>	<i>Bg</i>	Не определено		
<i>Gli-1</i>	Hg^C	$82,07 \pm 3,53$	48,582	$P < 0,0001$
<i>Gli2</i>	<i>Gli3</i>	$37,99 \pm 7,34$	17,44	$P < 0,0001$
<i>Gli2</i>	<i>Bg</i>	$84,34 \pm 8,11$	14,508	$P < 0,0005$
<i>Gli2</i>	<i>Hg</i>	$66,42 \pm 5,03$	9,7603	$P < 0,005$
<i>Gli3</i>	<i>Bg</i>	$69,56 \pm 4,99$	29,036	$P < 0,0001$
<i>Gli3</i>	Hg^C	$62,67 \pm 7,41$	9,1997	$P < 0,005$
<i>Bg</i>	Hg^C	$21,32 \pm 7,13$	12,648	$P < 0,0005$

Таблица 1.35

Результаты изучения совместного наследования признаков
“опушение колоса” и “безостость” у *Ae. speltoides*

Потомство	Фенотип		Всего растений	χ^2		
	$\frac{Hg2}{Aw1:awl}$	$\frac{hg^1}{Aw1:awl^2}$		1-й ген	2-й ген	для независи- мого наследо- вания
				3:1	3:1	9:3:3:1
1 × 2	130:49	45:16	240	0,56	0,02	0,61
2 × 1	125:46	38:9	218	0,01	1,38	2,46
3 × 3	82:16	40:7	145	4,42 ³	6,46 ³	11,11 ⁴

¹ – фенотипические классы по первому гену; ² – фенотипические классы по второму гену; ³ – $P < 0,05$; ⁴ – подсчитано методом смещенных оценок.

Таблица 1.36

Наследование признака “опушение колоса”
у F_2 гибридов к-20741 *T. boeoticum* на PI 306547 *T. monosocum*

Изучено растений	Колосковая чешуя		χ^2	
	опушенная	без опушения	3:1	15:1
43	31	12	0,19	34,42

T. monosocum в F_2 гибридов у 95 растений не было обнаружено рекомбинации между генами *Bg* и *Hg*, что подтверждает данные о тесном сцеплении между этими генами.

Среди изученных нами 494 образцов *Ae. squarrosa*, донора генома D, из коллекций ВНИИ растениеводства, Leibniz-Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (IPK) (Гатерслебен, Германия), Gene Bank of Research Institute of Crop Production (Пара, Чехия), National Small Grains Collection (Абердин, США), Plant Germ-Plasm Institute of Kyoto University (Киото, Япония) не обнаружено форм с опушенным колосом.

Таким образом, опушение колоса у всех изученных возделываемых видов пшениц контролируется единственным доминантным геном *Hg*, расположенным в геноме A. Исключение составляют диплоидные виды *Ae. speltoides* и *Ae. aucheri*, опушение колоса которых контролируется иным доминантным геном, а именно *Hg2*. Однако до настоящего времени данный ген все еще не интрогрессирован в мягкую или твердую пшеницу.

Опушение узлов стебля (рис. 1.40). Проявление признака “опушение узлов” было приписано единственному доминантному гену [Löve H.H., Graig W.T., 1924]. Этот ген (позднее обозначенный как *Hn*) тесно сцеплен с геном *B1*, контролирующим безостость [Matsumura S., Motizuki A., 1943]. E.R. Sears [1944] локализовал ген *Hn* в длинном плече хромосомы 5A и показал, что опушение узлов усиливается при увеличении дозы гена *Hn* у три- и тетрасомных по хромосоме 5A растений сорта Chinese Spring [Sears E.R., 1954].



Рис. 1.40. Опушение узлов стебля у *T. aestivum* (А) и у *T. monococcum* (Б).

Опушение узлов нами было изучено у ряда отечественных и зарубежных сортов и у создаваемых в лаборатории генетики пшеницы ИЦиГ СО РАН (г. Новосибирск) замещенных линий, у которых хромосома 5А сорта-реципиента Саратовская 29 замещалась подобной хромосомой от 30 озимых сортов (табл. 1.37). Сорт Саратовская 29 имеет сильно опушенные узлы, его нули- (20^{II}) и моносомные ($20^{\text{II}} + 1^{\text{I}}$) по хромосоме 5А растения неопушенные (табл. 1.38). Следовательно, если ген *Hn* у другого родительского (донорского) сорта находится в доминантном состоянии, моносомики в F_1 гибридов и беккроссах, в отличие от монотелодисомиков ($20^{\text{II}} + t1^{\text{II}}$), должны иметь узлы без опушения, что и было подтверждено наблюдениями за потомством F_1 гибридов и BC_1 – BC_4 (см. табл. 1.38). Моносомные растения моно5А Bersée и моно5А Chinese Spring также имели неопушенные узлы стебля (рис. 1.41).

Таблица 1.37

Градация сортов мягкой пшеницы по степени опушения узлов

Балл	Сорт, образец
0	Альбидум 11, Безостая 1, Костюжаны 4, Wichita
1	F_1 моно5А Саратовская 29 × Maris Hobbit
2	Кавказ, Одесская 51, Украинка озимая, Cheyenne, Triple Dirk
3	Аврора, Безостая 2, San Pastore
4	Ильичевка, Киргизский карлик, Костюжаны 3, Костюжаны 5, Мироновская 11, Мироновская 808, Мироновская юбилейная, Мироновская улучшенная, Скороспелка 35, Эритроспермум 2, Dacia, Norin 10, Norin 66
5	Красноводопадская 210, Пржевальская, Excelsior, Favorit, Maris Hobbit

Таблица 1.38

Степень опушения узлов у анеуплоидных линий по хромосоме 5А сорта мягкой пшеницы Саратовская 29

Линия, потомство	Число изученных растений	Узел	
		опушенный	без опушения
Нулли5А Саратовская 29	1		+
Моно5А Саратовская 29	21		+
Эуплоид	27	+	
Монотело5АL Саратовская 29	2		+

Наличие опушения стебля у дителосомных ($20^{II} + t^{II}$) по длинному плечу хромосомы 5А и его отсутствие у монотелосомных по этой же хромосоме растений ($20^{II} + t^I$) сорта Саратовская 29 (см. табл. 1.38) позволяет подтвердить ранее полученные результаты о локализации гена *Hn*, контролирующего признак, в длинном плече хромосомы 5А.

У сортов-доноров выявлена различная степень проявления доминантного гена *Hn* (см. табл. 1.37). Сорта Альбидум 11, Безостая 1, Костюжаны 4 и Wichita имели голые узлы (ген *Hn* в рецессивном состоянии). Сорта Кавказ, Украинка озимая, Одесская 51, Cheyenne, Triple Dirk имели слабое опушение. Более сильным (густым) опушение было у сортов Аврора, San Pastore и Безостая 2. Следующую группу составляют большинство исследованных сортов – Мироновская юбилейная, Мироновская улучшенная, Мироновская 11, Мироновская 808, Эритроспермум 2, Скороспелка 35, Ильичевка, Киргизский карлик, Костюжаны 3, Костюжаны 5, Norin 10, Norin 66, Dacia. Сорта Maris Hobbit, Favorit, Excelsior, Пржевальская, Красноводопадская 210 имели самое сильное опушение. Моносомные растения F_1 гибридов и BC_1 – BC_4 в линиях замещения хромосомы 5А с перечисленными сортами, за исключением таковой с английским сортом Maris Hobbit, имели практически голые узлы стебля, растения F_1 гибридов моно5А Саратовская 29 на Maris Hobbit – слабоопушенные.

Полученные результаты позволили заключить, что доминантный ген *Hn*, контролирующий опушение узлов стебля, в гемизиготе неэффективен, и его можно использовать в качестве маркера для выделения мо-



Рис. 1.41. Неопушенный узел *T. aestivum*.

носомиков хромосомы 5A без цитологического анализа. Выявленная градация в проявлении опушения узлов стебля у сортов мягкой пшеницы вызвана либо множественным аллелизмом гена *Hn*, либо эффектом взаимодействия аллелей. Градация сортов, имеющих доминантный ген *Hn*, не существенна при отборе моносомиков при создании замещенных линий [Гончаров Н.П., 1981]. Они представляют интерес для изучения генетики этого признака и при апробации сортов мягкой пшеницы. В этих двух случаях имеет смысл дать искусственную классификацию сортов по 6-балльной шкале:

0 баллов – узел голый, ген *Hn* в рецессивном состоянии; Сорта Альбидум 11, Безостая 1, Костюжаны 4, Wichita;

1 балл – опушение заметно при очень сильном увеличении; F₁ гибридов моно5A Саратовская 29 на Maris Hobbit;

2 балла – опушение очень редкое, с узла стирается рукой; Кавказ и др.;

3 балла – опушение более густое, чем в предыдущей группе, но более мелкое, рукой до конца не стирается; Аврора и др.;

4 балла – опушение густое, рукой не стирается; сорта пшеницы мировой селекции и др.;

5 баллов – опушение очень сильное, заметно и после полного созревания растения; Maris Hobbit и др.

Линия Саратовская 29*8/*T. timopheevii* имеет ген *Hn T. timopheevii*, контролирующий опушение узла стебля. Был проведен тест на аллелизм. Для этой цели использовали линию Triple Dirk E с доминантным геном *Hn*. При анализе 263 растений F₂ гибридов Triple Dirk E на Саратовская 29*8/*T. timopheevii* отмечено, что все они имеют опушенный узел, т. е. гены, контролирующие опушение узла у мягкой пшеницы и *T. timopheevii*, аллельны.

Проведенное нами исследование показало, что из всего набора замещенных линий Langdon/Chinese Spring только замещенная линия 5A–5D имеет неопушенный узел. Следовательно, у сорта твердой пшеницы Langdon, как это имело место у образцов гексаплоидных видов пшениц, ген *Hn* также расположен в хромосоме 5A.

Анализ линий с делециями показал, что линия с делецией 5AL–15 сорта Chinese Spring имела голые узлы, а линия 5AL–8 – опушенные. Следовательно, можно сделать вывод, что ген расположен между точками разрыва 0,67 и 0,64 этой хромосомы.

1.4. ОТСУТСТВИЕ ВОСКА НА ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНАХ

Из всех основных злаковых продовольственных культур генетический контроль признака “наличие–отсутствие воска на вегетативных органах растений (безвосковость)” менее всего изучен у пшениц. Хотя первую работу в этом плане выполнил еще в начале прошлого века R.H. Biffen [1916], изучивший наследование признака у межвидовых гибридов, полученных от скрещивания тетраплоидного вида *T. polonicum* с гексаплоид-

ным видом *T. aestivum*. Он сообщил о детерминации безвосковости у этих видов неаллельными генами. А.Е. Watkins [1927, 1930], также изучая потомства межвидовых гибридов *T. aestivum* на *T. turgidum*, обнаружил среди них безвосковые формы, которые всегда были в потомстве “*turgidum*-подобных” растений, имевших в кариотипе менее 35 хромосом. На основании этого наблюдения он предположил наличие в геноме тетраплоидного вида *T. turgidum* доминантного гена *W*, в геноме мягкой пшеницы – рецессивного гена *w*, а в одной из экстрахромосом гексаплоидного вида – еще одного неаллельного им гена *W'*, продуцирующего воск. Позднее рецессивный ген, контролирующий безвосковость растений, был локализован в хромосоме 2В мягкой пшеницы сорта Salmon [Tsunewaki K., 1966a; Гончаров Н.П. и др., 1997], равно как и доминантный ген-ингибитор воска *Iw*, в длинном плече этой же хромосомы на расстоянии 42 % рекомбинации от центромеры [Driscoll C.J., 1966].

У мягкой пшеницы отсутствие воскового налета на вегетативных органах (безвосковость) – редко встречаемый признак. У тетраплоидных пшениц формы без воскового налета были широко распространены только в Палестине [Якубцинер М.М., 1932]. Рецессивный ген *w1*, контролирующий безвосковость, впервые описан у мутанта одной из анеуплоидных линий китайского образца Chinese Spring [McIntosh R.A. et al., 2008]. Также было показано, что его дителосомная линия 2BL характеризуется полным отсутствием воска. На основании этого факта сделан вывод о наличии в коротком плече хромосомы 2В рецессивного гена, контролирующего безвосковость [Driscoll C.J., 1966]. Аллельный ему рецессивный ген описан у итальянского сорта мягкой пшеницы Mentana [McIntosh R.A. et al., 2008], происходящего из потомства гибрида с японским образцом Akakomugi [Якубцинер М.М., 1959a].

Гены, обуславливающие отсутствие воска на вегетативных органах (безвосковость), или точнее, гены-ингибиторы воска, у мягкой пшеницы были интрогрессированы из родственных видов: *w1*, описанный у полученного от скрещивания двух октоплоидных тритикале сорта Salmon, – из ржи *S. cereale* [Tsunewaki K., 1964a], *W2^I* – из коленницы *Ae. squarrosa* (рис. 1.42, А) [Kerber G., Rouland G.C., 1974]. Еще один ингибитор *W1^I* описан у ряда тетраплоидных видов пшениц – *T. durum* (рис. 1.42, Б) [Гончаров Н.П., 1994; Jensen N.F., Driscoll C.J., 1962], *T. aethiopicum* [Гончаров Н.П. и др., 1998] и *T. polonicum* [Гончаров Н.П., 1994].

У ряда сортов твердой пшеницы доминантный ген, контролирующий отсутствие воскового налета на вегетативных органах растения, локализован в хромосоме 2В [Allan R.E., р.с. в работе Jensen N.F., Driscoll C.J., 1962]. При изучении изогенных линий твердой пшеницы показана связь признака “наличие воска” с урожайностью как при возделывании пшеницы в условиях повышенной влажности [Johnson D.A. et al., 1983], так и в условиях обычного увлажнения.

В нашей работе мы использовали безвосковые образцы твердой пшеницы к-9281, к-11011, к-17238, Nursi (к-13322), Gaza (к-52989), образец к-17893 *T. polonicum*, образец к-19302 *T. aethiopicum*, из коллекции

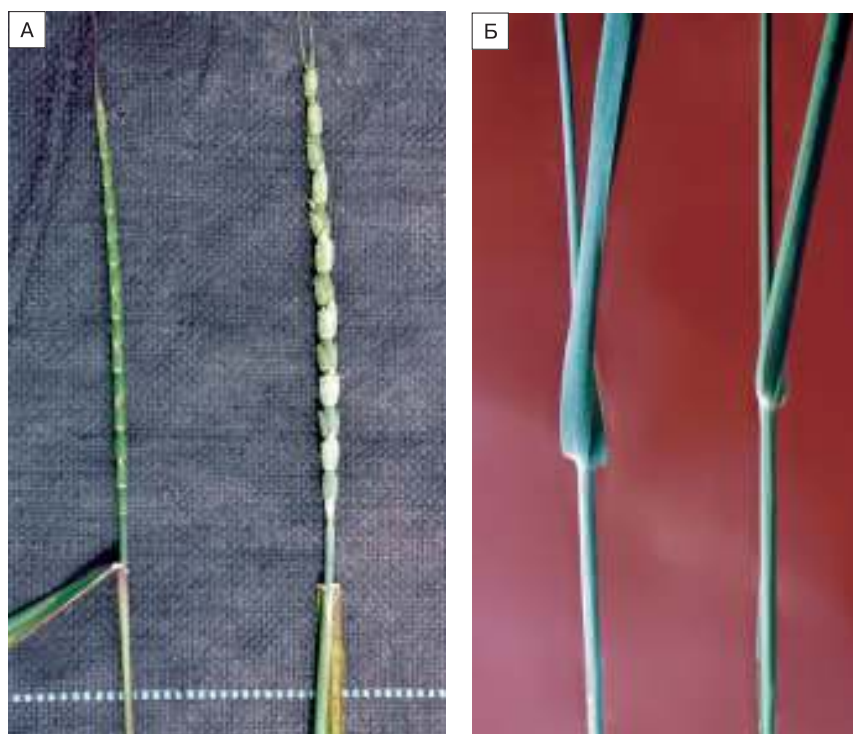


Рис. 1.42. Наличие–отсутствие воскового налета у *Ae. squarrosa* (А) и *T. durum* (Б).

ВНИИР; ICDW 6848 – из Туниса; ICDW 7173, ICDW 7178, ICDW 7185 и ICDW 7673 – из Египта; ICDW 9305, ICDW 10159 и ICDW 11780 – с Кипра; ICDW 11870, ICDW 11873, ICDW 11874 и ICDW 21543 – из Иордана; ICDW 13846 – из Югославии; ICDW 13583 – из Чили; ICDW 13793 – из Болгарии; ICDW 19489 – из Сирии; ICDW 20718 – из Греции из коллекции генбанка стран WANA (Aleppo, Syria). Результаты определения числа и аллельности генов, контролирующих безвосковость у образцов тетраплоидных пшениц, приведены в табл. 1.39.

Видим, что у всех изученных образцов тетраплоидных видов имеются доминантные гены-ингибиторы воска. Ни у одного из них признак не определяется более чем одним геном-ингибитором. Вероятно, они аллельны, и только у линии тетраформы мягкой пшеницы *tetraThatcher* признак контролируется рецессивным геном.

Из образца к-17893 польской пшеницы ген-ингибитор воска был интрогрессирован С.Ф. Ковалем [1997] в сорт мягкой пшеницы Новосибирская 67. Линия-аналог этого сорта А-26 была использована нами при хромосомной локализации этого ингибитора. Для хромосомной локализации генов-ингибиторов воска использовали линию моно2В сорта Саратовская 29, полученную в лаборатории генетики пшеницы ИЦиГ СО РАН [Майстренко О.И. и др., 1988].

Таблица 1.39

**Определение числа доминантных генов-ингибиторов воска и их аллельности
в F₂ гибридов у тетраплоидных пшениц**

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	безвос- ковых	с воском	3:1	15:1
к-17784*) × Gaza*)	149	53	0,17	137,73
Black Winter Emmer <i>T. dicoccum</i> × к-17893 <i>T. polonicum</i>	189	60	0,11	135,35
к-9281*) × к-17784*)	119	32	1,17	57,54
Nursi*) × Gaza*)	162	0	—	—
к-11011*) × к-9281*)	158	0	—	—
к-11011*) × к-17893 <i>T. polonicum</i>	244	0	—	—
Gaza*) × к-19032 <i>T. aethiopicum</i>	27	0	—	—
к-19302 <i>T. aethiopicum</i> × к-17893 <i>T. polonicum</i>	182	0	—	—
к-20750 <i>T. dicoccum</i> × к-17893 <i>T. polonicum</i>	40	11	0,32	20,42
Gaza*) × W823B*)	164	0	—	—
523*) × ICDW 7173*)	109	0	—	—
523*) × ICDW 20718*)	162	0	—	—
523*) × ICDW 11870*)	45	0	—	—
523*) × ICDW 11873*)	150	0	—	—
523*) × ICDW 11874*)	146	0	—	—
523*) × ICDW 21543*)	221	0	—	—
523*) × ICDW 19489*)	127	0	—	—
523*) × ICDW 13846*)	150	0	—	—
523*) × ICDW 6848*)	198	0	—	—
523*) × ICDW 13793*)	57	0	—	—
523*) × ICDW 13583*)	81	0	—	—
523*) × ICDW 9305*)	65	0	—	—
523*) × ICDW 10159*)	47	0	—	—
523*) × ICDW 11780*)	95	0	—	—
523*) × ICDW 7178*)	68	0	—	—
523*) × ICDW 7673*)	117	0	—	—
523*) × ICDW 7185*)	110	0	—	—
523*) × Capeiti 8*)	65	0	—	—
523*) × Trinakiria*)	122	0	—	—
			1:3	1:15
Линия tetraThatcher**) × LD 222*)	19	84	2,36	26,15

Примечание. *) – образцы без указания видовой принадлежности относятся к *T. durum*; **) – линия без воска из коллекции Университета г. Гифу (в норме tetraThatcher с воском).

Данная линия относится к тем немногим, которые в своем потомстве не дают жизнеспособных нуллисомных растений: они гибнут на стадии 2–3-го листа, в то время как наличие–отсутствие воскового налета определяется у гибридных растений после колошения растения. Для локализа-

ции гена моносомное потомство F_1 гибридов ($2n = 34$) от скрещивания моно2В Саратовская 29 на безвосковые формы скрещивали на:

1) аналог Новосибирской 67 A26, несущий доминантный ген, детерминирующий отсутствие воскового налета от образца к-17893 *T. polonicum*;

2) сорт твердой пшеницы Nursi, более позднеспелый и продуктивный, чем сорт Gaza, это несколько увеличивает число потомков в следующем поколении и очень важно для анализа пентаплоидных гибридов.

Изучение F_2BC_1 потомства гибридов моносомной по хромосоме 2В линии сорта Саратовская 29 на сорт Gaza и к-17893 *T. polonicum* дало следующие результаты:

1) (F_1 моно2В Саратовская 29 $\times$ Gaza) $\times$ A26 – 75 растений без воска к 0 растений с воском;

2) (F_1 моно2В Саратовская 29 $\times$ Gaza) $\times$ Nursi – 23 растения без воска к 0 растений с воском;

3) (F_1 моно2В Саратовская 29 $\times$ к-17893 *T. polonicum*) $\times$ A26 – 66 растений без воска к 0 растений с воском.

Во всех изученных комбинациях скрещивания критической является хромосома 2В. Если бы хромосома 2В не являлась критической, то мы должны были бы наблюдать в потомствах расщепление на три части растений без воска к одной части растений с воском. Так как нуллисомные растения по хромосоме 2В нежизнеспособны, то растений с воском в потомствах за их счет не появлялось. Наши данные хорошо согласуются с результатами, полученными ранее другими авторами при локализации гена безвосковости у образцов тетраплоидных видов пшениц [Allan R.E., р. с. в работе Jensen N.F., Driscoll C.J., 1962]. Безвосковость образцов Gaza (к-52989), Nursi (к-13322), к-9281, к-11011, к-17238 *T. durum*, к-19032 *T. aethiopicum* и к-17893 *T. polonicum* ингибируется аллельным геном. Таким образом, безвосковость у всех изученных образцов тетраплоидных видов пшениц ингибируется единственным доминантным геном $W1^I$, локализованным в хромосоме 2В. Методом моносомного пентаплоидного анализа показано, что ген-ингибитор воска сорта Gaza и к-17893 *T. polonicum* локализован в хромосоме 2В [Гончаров Н.Н., 1994]. Результаты локализации подтверждены нами с использованием замещенных линий сорта Langdon. В F_2 гибридов Langdon/Chinese Spring 2D-2В на Gaza получено 73 растения без воска к 0 растений с воском. Это позволяет сделать заключение, что ген-ингибитор воска у тетраплоидных пшениц действительно локализован в хромосоме 2В. Ген-продуцент воска как у мягкой [McIntosh R.A. et al., 2008], так и у твердой пшеницы локализован в хромосоме 2В, т. е. все растения линии Langdon/Chinese Spring 2D-2В были без воска.

Результаты локализации гена-ингибитора воска $W1^I$ с точностью до плеча хромосомы у изогенной линии АНК-26А (потомок линии A26, который был беккроссирован сортом Новосибирская 67 еще несколько раз), полученной на сорте мягкой пшеницы Новосибирская 67, и определение его аллельности рецессивному гену $w1$, контролирующему проявление признака у сорта Salmon представлены в табл. 1.40.

В F_2 гибридов мы наблюдали расщепление 80 растений без воска к 4 растениям с воском. Цитологический анализ растений с воском показал,

Таблица 1.40

Результаты локализации и определения аллельности гена-ингибитора воска у изогенной линии АНК-26А

Комбинация скрещивания	В F ₂ гибридов		χ^2	
	безвосковых	с воском	3:1	13:2:1
АНК-26А × Новосибирская 67	94	29	0,13	–
Саратовская 29 × АНК-26А	42	13	0,05	–
Дитело2BL Саратовская 29 × АНК-26А	80	4*	18,35	–
АНК-26 × Salmon	122:11**	8	–	3,05
			1:3	1:15
Seleco 97 × Чол Бугдай	2	91	25,90	2,67
Salmon × Киляк	18	72	1,2	29,09

Примечание. * – Все четыре растения являются дителосомными по хромосоме 2В; ** – класс гетерозигот выделен по результатам расщепления в F₃ гибридов.

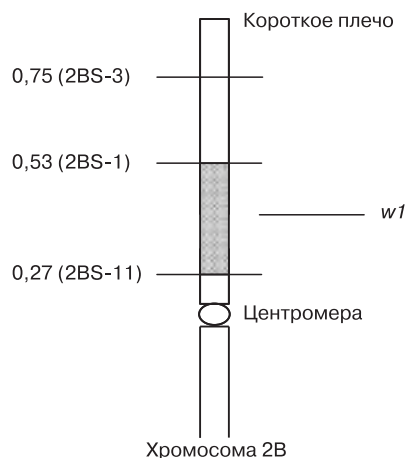
что все они имели пару телоцентрических хромосом, т. е. у них отсутствовало короткое плечо хромосомы 2В. Следовательно, можно сделать вывод о том, что ген-ингибитор воска расположен у линии АНК-26А в коротком плече хромосомы 2В, т. е. в той же хромосоме и в том же плече, что и у образца-донора – тетраплоидного вида *T. polonicum*.

Поскольку существует мнение об аллельности генов, контролирующих безвосковость, и генов-ингибиторов воска, нами данная гипотеза проверялась экспериментально. Результаты изучения аллельности генов *w1* и *W1^I* представлены в табл. 1.40. Так как в F₂ гибридов наблюдалось появление форм не только без воска, но и с воском, можно заключить, что вышепоименованные гены не аллельны. В F₃ гибридов в популяциях безвосковых растений шло расщепление 13 частей растений без воска к 2 частям растений, расщепляющихся на восковые и безвосковые [Гончаров Н.П. и др., 1998]. Подобные результаты о неаллельности генов *w1* и *W1^I* были получены К. Tsunewaki, К. Ebana [1999] при изучении другого материала.

Изучение линий с делециями позволило предположить, что ген, контролирующий наличие воска, расположен до 0,53 точки разрыва (линии с делециями 2BS-1 и 2BS-3 характеризуются отсутствием воска, рис. 1.43).

Рис. 1.43. Физическая карта короткого плеча хромосомы 2В сорта Chinese Spring. Длина делеции (FL) и расстояния между делециями указаны в левой части рисунка.

Хромосомные области от FL = 0,27 до FL = 0,53 показывает предполагаемые расположения гена *w1*.



У всех изученных в настоящее время образцов тетраплоидных видов наличие воска ингибируется одним и тем же доминантным геном. Для расширения генофонда тетра- и гексаплоидных пшениц по этому признаку целесообразно использование безвосковых форм диплоидных видов пшениц, имеющих геном А, а именно, *T. urartu*, *T. monococcum* и *T. boeoticum*, так как в геноме А ни у мягкой, ни у твердой пшениц до настоящего времени ген, контролирующий отсутствие воска, не описан [McIntosh R.A. et al., 2008–2011]. В то время как у мутантов *T. monococcum* описаны два рецессивных гена *gl1* и *gl2* (от англ. glossy – глянцевый), контролирующих безвосковость [Smith L. et al., 1948].

1.5. БЕЗЛИГУЛЬНОСТЬ

Признак “отсутствие лигулы (безлигульность)” широко распространен у злаков. У безлигульных форм в месте перехода листового влагалища в листовую пластинку отсутствует видоизмененный прилистник – кожистый вырост-язычек (*ligula*), а края листовой пластинки в этом месте не образуют охватывающие стебель ушки (*auriculae*), поэтому листовая пластинка переходит в листовое влагалище без четко выраженной границы [Рожевиц Р.Ю., 1935].

Признак “безлигульность” послужил Н.И. Вавилову [1935a] пробным камнем для Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Обнаружение В.И. Антроповым, В.Ф. Антроповой [1929] предсказанной на его основе безлигульной ржи и экспериментальное получение А.Н. Лутковым [1937] такой же мутации у ячменя были первыми подтверждениями действительности сформулированного Н.И. Вавиловым закона.

Кроме кукурузы, для которой описаны два рецессивных и один доминантный ген, детерминирующие безлигульность [Emerson R.A. et al., 1935], у всех остальных изученных злаков для признака показан контроль только рецессивными генами. Впервые моногенный характер наследования был выявлен у овса Н. Nilsson-Ehle [1909]. У видов этого рода обнаружен моно-, ди- и тригенный контроль признака. Причем, исходя из идеи о полимерном контроле признаков у полиплоидов, Н. Nilsson-Ehle [1909] впервые в литературе связывает число генов, контролирующих данный признак, с уровнем плоидности. У ржи показана онтогенетическая изменчивость признака. У ее растений лигула полностью отсутствует только у нижних листьев. У листьев, расположенных выше на стебле, лигула частично развита, вплоть до довольно значительного ее развития у флагового листа [Федоров В.С. и др., 1970].

У мягкой пшеницы Н.И. Вавилов [1923, 1935a] выделил безлигульные формы (рис. 1.44) в особую группу – *eligulate* Vav. Им же указано на рецессивный характер наследования признака и определено расщепление в F_2 гибридов на материале в несколько тысяч растений в соотношении 20 частей с лигулой к 1 части без лигулы. Е. Барулина [1937] при сравнительном изучении признака предположила его моногенный контроль наследования у твердой пшеницы и дигенный – у мягкой.

Рис. 1.44. Растения мягкой пшеницы: с лигулой (А) и без лигулы (Б).



В 1929 г. увидела свет работа К.А. Фляксбергера [1929а], в которой подробно рассматривались памирские сборы С.И. Коржинского, А.Э. Регеля, Б.А. Федченко, Н.И. Вавилова и других отечественных ботаников, а также материалы экспедиции 1928 г., проведенной под руководством Н.П. Горбунова. По материалам последней К.А. Фляксбергер описал семь безлигульных разновидностей *T. compactum*, к сожалению, утраченных во время Великой Отечественной войны [Удачин Р.А., 1991]. Поэтому в нашей работе мы изучали только безлигульные образцы трех видов – *T. spelta*, *T. aestivum* и *T. durum*.

D.S. Multani et al. [1992] показали моногенный контроль безлигульности у индуцированного EMS мутанта Асс. № 3451 *T. monosocum* (к сожалению, в настоящее время утрачен [Multani D.S., р.с.]). У других диплоидных видов родов *Triticum* и *Aegilops* признак не описан [Жуковский П.М., 1928а; Пшеница, 1979; Hammer K., 1980]. N. Pratchett, D.A. Laurie [1994] считали интересным проведение сравнительно-генетического изучения данного гена у пшеницевых с одним и тем же праймером, так как гены у ржи [Meltz G. et al., 1992], мягкой пшеницы [Ригин Б.В., Лебедева Т.В., 1973; McIntosh R.A., Baker E.P., 1968] и ячменя [Takahashi R. et al., 1953] локализованы во 2-й группе сцепления.

У твердой пшеницы только у образцов с острова Кипр встречается признак “безлигульность” (рис. 1.45) [Фляксбергер К.А., 1926, 1929а]. Из имеющихся в коллекции ВНИИР популяций образцов твердой пшеницы с данного острова нами были выделены безлигульные формы у Mavroullos (к-17769), к-17784, к-17785, к-17787, к-17820 и Vroullos (к-17845). Последний образец был представлен озимыми формами и в дальнейшей работе нами не использовался. Был также использован материал Б.В. Ригина (ВИР, Санкт-Петербург) – линия, полученная от скрещивания безлигульного образца к-31289 из Горного Бадахшана (Западный Памир, Республика Таджикистан) на озимый сорт Кооператорка, и линия Eligulate (W1342) R.A. McIntosh’a неизвестного происхождения, любезно предоставленные авторами. В последней линии было обнаружено наличие ряда транслокаций [Baker E.P., McIntosh R.A., 1966].



Рис. 1.45. Безлигульное (А) и с лигулой (Б) растения твердой пшеницы.

В работе использовали единственный безлигульный образец, оставшийся от сборов афганской экспедиции Н.И. Вавилова, – сорт Бабило [Удачин Р.А., 1990], сорт Киляк (к-31332), а также образцы к-55565, к-31389, к-55568, и-069759 и и-070006 мягкой пшеницы из сборов постоянно действовавшей в Горном Бадахшане под руководством Р.А. Удачина [1991] Среднеазиатской экспедиции, и безлигульный образец к-53660 *T. spelta*, обнаруженный в Таджикистане этим же автором [Удачин Р.А., 1976].

Наличие–отсутствие лигулы у мягкой и твердой пшениц определяли визуально (см. рис. 1.44, 1.45).

Результаты изучения наследования признака у твердой и мягкой пшениц представлены в табл. 1.41–1.43. В F_2 гибридов все растения комбинаций внутривидовых (мягкая на мягкая и твердая на твердая) скрещиваний, а также в BC_1F_1 гибридов межвидовых гибридов (сорт мягкой пшеницы Киляк $\times$ к-17784 *T. durum*) $\times$ к-17784 (см. табл. 1.41, III) и F_2 гибридов (мягкая пшеница на спельта) были без лигулы (см. табл. 1.41, IV). На основании этого можно

сделать вывод о том, что у всех трех видов признак определяется аллельными генами. Так как признак контролируется парой комплементарных рецессивных генов (табл. 1.42), то проявление безлигульности можно интерпретировать как контроль у них признака комплементарным(и) геном (генами). Ранее отмечали, что ген, контролирующий безлигульность твердой пшеницы, аллелен одному из таковых мягкой пшеницы [McIntosh R.A. et al., 2008].

Из результатов, представленных в табл. 1.42, видим, что у всех изученных видов признак контролируется дигенно. Данные исследования мягкой пшеницы совпадают с результатами, полученными ранее Б.В. Ригиным, Т.В. Лебедевой [1973] и О.П. Митрофановой [1989].

Для твердой пшеницы нами также выявлен дигенный контроль, в то время как из литературы известно о моногенном наследовании безлигульности у этого вида [Барулина Е., 1937]. N. Watanabe et al. [2004b] считает

Таблица 1.41

**Определение аллельности генов, контролирующих безлигульность
у пшениц разного уровня плоидности**

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов	
	с лигулой	без лигулы
I. Твердая		
к-17784 × Mavroullos	0	75
к-17787 × Mavroullos	0	204
II. Мягкая		
Elligulate (W1342) × и-069759	0	193
к-31289 × Киляк	0	286
III. Мягкая × твердая		
BC ₁ F ₁ (Киляк × к-17784) × Бабило	0	49
BC ₁ F ₁ (Киляк × к-17784) × к-17784	0	44
BC ₁ F ₁ (Киляк × к-17787) × к-17787	0	24
IV. Спельта × мягкая		
к-53660 × Бабило	0	217

Таблица 1.42

**Определение числа генов, контролирующих безлигульность,
у мягких и твердых пшениц**

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2		
	с лигулой	без лигулы	3:1	13:3	15:1
I. Мягкая					
Eligulate (W1342) × Ульяновка	173	12	33,82	18,26	0,02
Ульяновка × Киляк	179	17	27,86	13,06	1,97
Саратовская 29 × Киляк					
к-31289 × Ульяновка	130	9	25,44	13,75	0,01
II. Спельта					
Triple Dirk В × к-53660 <i>T. spelta</i>	98	6	18,82	10,06	0,03
III. Твердая					
к-17784 × BWE	154	8	34,77	20,29	0,48

Примечание. BWE – Black Winter Emmer.

возможным наличие у тетраплоидных пшениц различного характера контроля признака как моно-, так и дигенного. С нашей точки зрения, расхождение, возможно, вызвано различиями в подходе авторов к определению фенотипа определяемого признака. Например, если рассмотреть внешнее проявление признака у растений *T. durum*, то его можно разделить на два элементарных признака “наличие–отсутствие ушек” (табл. 1.43) и “на-

Таблица 1.43

Наследование признака “отсутствие ушек” у *T. durum*

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2		
	без ушек	с ушками	1:3	3:13	1:15
к-17784 × BWE	20	81	1,46	0,07	31,66
BWE × к-17784	10	51	2,41	0,22	10,71
Σ	30	132	3,62	0,01	41,61
к-17784 × Gaza	55	147	0,53	9,53	151,71

личие–отсутствие собственно лигулы”. Результаты наших экспериментов показали, что эти признаки контролируются различно. Ранее полученные Е. Барулиной [1937] результаты мы можем объяснить только тем, что в ее анализе за контролем признака у твердой пшеницы смотрели по наличию либо отсутствию ушек листа. Заметим, что Н.И. Вавилов [1935а] разделял формы с отсутствием лигулы и формы с редуцированной лигулой. У ржи признак “безлигульность” [Краснюк А.А., 1936; Федоров В.С. и др., 1970] в последующих излучениях также был “разделен” на два элементарных – “безлигульность” и “отсутствие ушек” [Смирнов В.Г., Соснихина С.Н., 1984]. Этими же авторами показано, что на проявление признака оказывают влияние и внешние условия. При посеве под зиму в г. Гифу мы не обнаружили в F₂ гибридов двух сортов твердой пшеницы Langdon 222 на Mavroullos форм с полной редукцией лигулы.

D. Bagnara, L. Rossi [1972] отмечали, что у полученного ими мутанта сорта GaB125 ушки отсутствовали полностью, а лигула была лишь сильно редуцирована.

Попытки хромосомной локализации генов, контролирующих безлигульность, у мягкой пшеницы предпринимались неоднократно и дали не-тождественные результаты. Б.В. Ригиным, Т.В. Лебедевой [1973] ком-плекментарные гены *lg1* и *lg2*, обуславливающие безлигульность, были локализованы в хромосомах 2А и 2В соответственно. Интересно заметить, что локализация одного гена *lg* в хромосоме 2В совпадает с данными R.A. McIntosh, E.P. Baker [1968], другого – в хромосоме 2А – с данными C.J. Driscoll, E.P. Baker (цит. по [Morris R., 1960]), т. е. результаты трех работ не совпадают. Они совпадают только по одной хромосоме, и все воз-можные (разрешенные комбинаторикой) варианты контроля признака из трех по два перебраны. W. Li et al. [1990] сообщают о контроле признака “наличие ушек” геном, расположенным в длинном плече хромосомы 2D.

Нами предпринята еще одна попытка локализации генов, контролирующих признак “наличие–отсутствие лигулы”, с использованием моно- и дителосомных линий по хромосомам 2-й гомеологической группы мягкой пшеницы. Результаты изучения расщепления по признаку в F₂ гибридов потомств моносомных растений F₁ гибридов от скрещивания моносомных по хромосомам 2-й гомеологической группы линий сорта Саратовская 29 с сортом Киляк представлены в табл. 1.44. Сорт Киляк относится к группе безлигульных пшениц Горного Бадахшана. В двух потомствах идет моно-генное расщепление, а в одном – дигенное (в последнем случае выводы

Таблица 1.44

**Фактическое расщепление F₂ гибридов моноСаратовская 29 на Киляк
и соответствие им ожидаемых результатов**

Моносомная линия	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	без лигулы	с лигулой	1:3	1:15
моно2А	9	31	0,13	18,03
моно2В	8	32	0,53	12,91
моно2D	2*	20	—	—

* — рецессивный класс меньше минимально допустимого для обработки методом хи-квадрат значения.

сделаны на основании изучения F₃ гибридов моно2D Саратовская 29 на Киляк). Видим, что только хромосома 2D не является критической. Наши данные не совпадают с результатами R.A. McIntosh, E. Baker [1968] и подтверждают данные, полученные Б.В. Ригиным и Т.В. Лебедевой [1973] о том, что гены *lg1* и *lg2*, контролирующие безлигульность у мягкой пшеницы, расположены в хромосомах 2А и 2В соответственно. Так как данные гены аллельны таковым твердой пшеницы (табл. 1.45), то, вероятно, и у этого вида они расположены в тех же хромосомах. Результаты локализации этих генов у образца Mavroullos *T. durum* представлены в табл. 1.45. Расщепление на растения безлигульные—с лигулой в гибридных комбинациях также отличается от 15 к 1 (см. табл. 1.45), что подтверждает локализацию, выполненную на мягкой пшенице (см. табл. 1.44).

Для локализации генов *lg1* и *lg2* с точностью до плеча нами предпринято изучение гибридов дителосомных линий сорта Chinese Spring с сортами Бабило и Киляк. Результаты представлены в табл. 1.46. К сожалению, мы не имели дителосомной линии по короткому плечу хромосомы 2А. Полученные результаты позволяют сделать заключение, что гены *lg1* и *lg2* расположены в коротких плечах хромосом 2А и 2В соответственно. Полученные данные локализации генов с точностью до плеча согласуются с локализацией аналогичного гена у ячменя. У последнего ген локализован

Таблица 1.45

**Расщепление F₂ гибридов геномно-замещенных линий Langdon
на Chinese Spring на Mavroullos (*T. durum*) и на Киляк (*T. aestivum*)**

Линия	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	с лигулой	без лигулы	3:1	15:1
Mavroullos				
2D-2A	32	6	1,72	5,90
2D-2B	29	13	0,79	43,74
Киляк				
2D-2A	53	8	4,60	4,90
2D-2B	14	11	4,81	60,80

Таблица 1.46

**Расщепление F₂ гибридов дителосомных линий Chinese Spring
на сорта Киляк и Бабило**

Дителосомная линия (сорт)	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	с лигулой	без лигулы	3:1	15:1
Дитело2AL				
Киляк	141	39	1,07	73,01
Бабило	225	37	16,53	27,71
Дитело2BS				
Киляк	304	76	5,07	122,61
Дитело2BL				
Киляк	105	28	1,11	49,74
Бабило	174	41	4,03	60,30
Дитело2DS				
Киляк	179	34	9,29	34,29
Бабило	195	77	1,58	225,88
Дитело2DL				
Киляк	285	29	41,62	4,78
Бабило	347	22	71,33	0,05

в длинном плече хромосомы 2 [Поморцев А.А. и др., 1990], которое, вероятнее всего, гомеологично короткому плечу хромосом 2-й гомеологической группы мягкой пшеницы.

Как мы отмечали выше, в литературе имеется сообщение о локализации в длинном плече хромосомы 2D гена, контролирующего наличие ушек [Li W. et al., 1990]. Наши данные подтверждают это наблюдение. В F₂ гибридов дителосомной линии по короткому плечу хромосомы 2D на сорт Бабило мы наблюдали 195 растений с ушками к 77 растениям без таковых ($\chi^2_{3:1} = 1,58$). Вполне вероятно, что в этой же хромосоме имеется рецессивный ген, контролирующий проявление признака “отсутствие перетяжки” между листовой пластинкой и листовым влагалищем: 167 растений с перетяжкой к 77 растениям без таковой ($\chi^2_{3:1} = 1,32$). Однако эти вопросы требуют дополнительных специальных наблюдений и будут предметом дальнейшего изучения. Заметим, что для кукурузы показано, что нормальная экспрессия гена *lg1* (комплементарно с *lg2*, контролирующего нормальное развитие лигулы) в эпидермисе необходима для формирования язычка, а его экспрессия в субэпителиальных тканях определяет формирование ушек [Mooney M., Freeling M., 1997].

Так как ранее неоднократно показана локализация генов, как контролирующих образование воска, так и ингибирующих его проявление на хромосомах 2-й гомеологической группы, в табл. 1.47 и 1.48 представлены результаты изучения совместного наследования безвосковости и безлигульности у твердой и мягкой пшениц. Правда в первом случае в анализ был включен доминантный ингибитор воска, во втором – рецессивный ген, контролирующий его отсутствие. Ранее нами показано, что гены,

Таблица 1.47

Изучение совместного наследования безлигульности и безвосковости у твердой пшеницы

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов				χ^2 для независимого наследования 9:3:3:1
	без воска		с воском		
	у	б/у	у	б/у	
к-17784 × Gaza	38	10	11	6	1,49
Gaza × к-17784	107	42	40	13	0,97
Σ	145	52	51	19	

Примечание: у – с ушками; б/у – без ушек.

Таблица 1.48

Изучение совместного наследования безлигульности и безвосковости у мягкой пшеницы *T. aestivum*

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов				χ^2 для независимого наследования 9:3:3:1
	с воском		без воска		
	б/л	л	б/л	л	
Киляк × Salmon	5	67	3	15	1.69

Примечание: б/л – без лигулы; л – с лигулой.

контролирующие безвосковость, не аллельны и локализованы в коротком плече хромосомы 2В [Гончаров Н.П. и др., 1998].

В результате изучения выявлено независимое наследование признаков (см. табл. 1.47, 1.48). В настоящее время мы не можем ответить на вопрос, является ли это синтенным наследованием, т. е. гены расположены на значительном расстоянии друг от друга.

Таким образом, у *T. spelta*, мягкой и твердой пшениц признак “отсутствие лигулы (безлигульность)” контролируется сходно – двумя рецессивными комплементарными генами *lg1* и *lg2*. Причем гены, детерминирующие признак у всех изученных гекса- и тетраплоидных образцов, аллельны. Методом моносомного генетического анализа проведена локализация данных генов. В качестве критических выявлены хромосомы 2А и 2В. Полученные результаты локализации согласуются с данными Б.В. Ригина, Т.В. Лебедевой [1973] и отличаются от данных, полученных Р.А. McIntosh, Е.Р. Baker [1968]. Использование в эксперименте дителосомных линий позволило локализовать гены *lg1* и *lg2* с точностью до плеча хромосомы, а именно, в коротких плечах хромосом 2А и 2В соответственно. Подтверждены данные W. Li et al [1990] о локализации в длинном плече хромосомы 2D гена, контролирующего наличие ушек. Вполне вероятно, что в хромосоме 2D имеется рецессивный ген, контролирующий проявление признака “отсутствие перетяжки” между листовой пластинкой и листовым влагалищем. Однако для окончательных выводов требуются дополнительные эксперименты.

1.6. ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ К ФОТОПЕРИОДУ

Температура и продолжительность светового дня являются наиболее хорошо изученными факторами внешней среды, способными регулировать рост и развитие растений пшеницы. По отношению к длине дня растения делятся исследователями на короткодневные, длиннодневные и нейтральные [Gasner W.W., Allard H.A., 1920]. Пшеница – длиннодневное растение с количественным типом реакции на фотопериод (рис. 1.46).

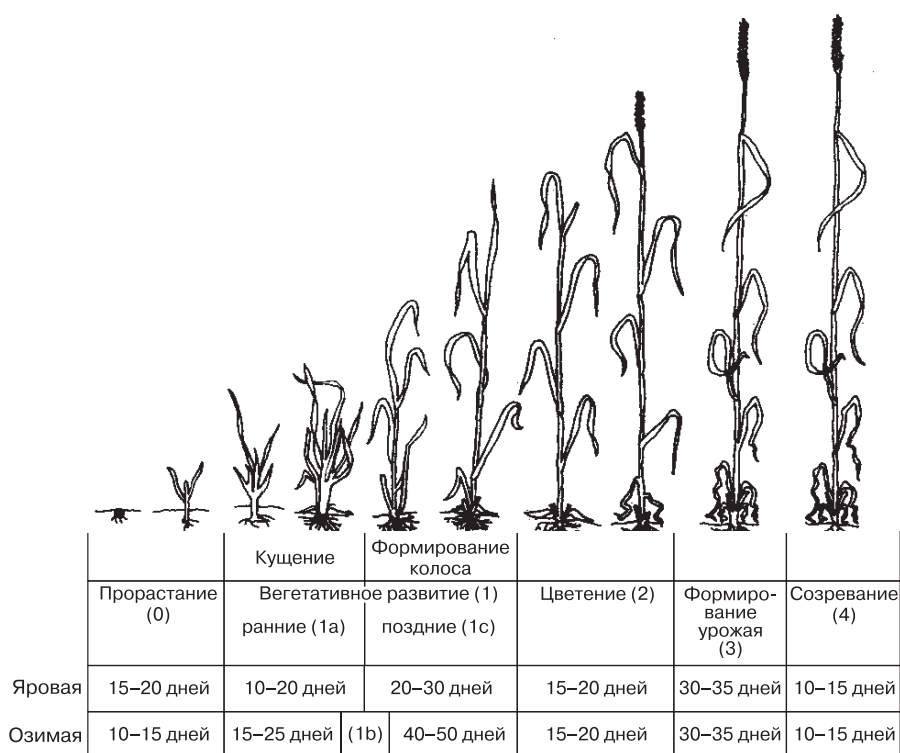
Схема онтогенеза озимых и яровых форм мягкой пшеницы представлена на рис. 1.47. Видно, что для перехода растений разных форм от вегетативного развития к генеративному требуется различное число дней (период яровизации у озимых форм не превышает 60–65 дней). У позднеспелых сортов фазы развития, ведущие к колошению, растягиваются во времени вследствие их чувствительности к фотопериоду.

Первые опыты по изучению наследования времени цветения у растений были проведены в середине XIX в. Г. Менделем [1965]. Он установил, что F_1 гибридов гороха занимает по данному показателю промежуточное положение между родительскими формами, и предположил, что образование гибридов относительно этого признака происходит таким же образом, как и относительно других изученных им признаков. Такие же результаты при изучении уже F_1 гибридов мягкой пшеницы получил W. Farrer [1898], а позже и другие исследователи [Freeman G.F., 1919; Byan W.E., Pressley E.H., 1921; Gfeller F., 1937]. При изучении F_2 [Freeman G.F., 1919; Byan W.E., Pressley E.H., 1921] и F_3 гибридов [Freeman G.F., 1919] также было обнаружено промежуточное наследование признака.

R.H. Biffen [1905] первым установил доминирование раннеспелости при генетическом анализе межвидовых гибридов пшеницы. Его выводы нашли подтверждение в ряде последующих работ [Clark J.A., 1924; Stephens F.E., 1927; Florell V.H., 1931; Shen T.H. et al., 1938]. В этих и других аналогичных экспериментах [Biffen R.H., 1905; Freeman G.F., 1919; Byan W.E., Pressley E.H., 1921; Thompson W.P., 1921; Clark J.A., Hooker J.R., 1926; Aamodt O.S., 1927; Gfeller F., 1937] в потомствах гибридов не



Рис. 1.46. Задержка колошения чувствительного сорта (слева) на искусственном коротком дне.



(1b) У озимых предполагается предварительная продолжительность яровизации в течение зимы (~90 дней)

Рис. 1.47. Продолжительность фаз развития яровых и озимых пшениц (из: [Large E.C., 1954]).

были получены озимые формы. Следовательно, в указанных выше работах темп развития растений обуславливался не различиями в типе развития (яровостью–озимостью), а либо потребностью в яровизации, либо чувствительностью к фотопериоду яровых форм. В настоящее время есть данные, свидетельствующие о том, что основным фактором, контролирующим время созревания у яровых культур, является фотопериодическая реакция [Levy J., Peterson M.L., 1972; Гончаров Н.П., 19866]. Не рассматривая подробно результаты вышеперечисленных работ (в связи с трудностью их интерпретации), заметим только, что в них отмечается поли- [Thompson W.P., 1921; Clark J.A., 1924; Stephens F.E., 1927; Gfeller F., 1937], три- [Freeman G.F., 1919; Florell V.H., 1931], ди- [Aamodt O.S., 1927] и моногенное [Biffen R.H., 1905] наследование признака “позднеспелость–раннеспелость”, или “позднее–раннее колошение (цветение)”. Наиболее важным результатом этих исследований является демонстрация менделевских закономерностей наследования признака. Применение к полученным в некоторых из них результатам формул Кастла–Райта позволило R.H. Goodwin [1944] показать, что этот “количественный” признак у пшеницы практически всегда определяется конечным (счетным) числом генов.

Наследование фотопериодической реакции при естественной длине дня впервые у растений было изучено на *Nicotiana tabacum* L. еще до открытия явления, получившего название “фотопериодизм”. В 1919 г. Н.А. Allard [1919], скрещивая “гигантские” (короткодневные) растения с “нормальными” (длиннодневными), установил, что все растения F_1 гибридов зацвели, в F_2 гибридов 25 % растений оказались “гигантскими”, а 75 % – нормальными. Позже W.W. Gasner, Н.А. Allard [1920] в своей классической работе описали роль фотопериодизма в контроле цветения. При этом они не только продемонстрировали его значение для растений, но и ввели термины “длиннодневные” и “короткодневные” растения [Gasner W.W., Allard H.A., 1920], позже отнеся мягкую пшеницу к длиннодневным [Gasner W.W., Allard H.A., 1923]. Однако в появившихся после этих работ публикациях не было предпринято попыток разделить признак “раннеспелость–позднеспелость” на возможные элементарные признаки [Clark J.A., Hooker J.R., 1926; Aamodt O.S., 1927; Stephens F.E., 1927; Florell V.H., 1931; Gfeller F., 1937; Shen T.H. et al., 1938]. Даже после того как было показано, что исследование генетического контроля чувствительности к длине дня является необходимым предварительным этапом анализа признака “раннеспелость” [Chandraratna M.F., 1955], изучение генетики признака продолжалось в прежнем ключе [Nandpuri K.S., 1959; Crumpacker D.W., Allard R.W., 1962; Pintus M.J., 1963; Wehrhahn C., Allard R.W., 1965]. Только успехи селекционеров CIMMYT, установивших, что нечувствительные к длине дня сорта, в отличие от чувствительных, не снижают урожайность при возделывании на широтах между 50° с. ш. и 36° ю. ш., стимулировали изучение генетического контроля фотопериодической реакции.

А.Т. Pugsley [1965] при скрещивании сортов мягкой пшеницы Triple Dirk и Selkirk определил один рецессивный ген, обуславливающий чувствительность к длине дня сорта Selkirk. Позже было подтверждено доминирование нечувствительности к фотопериоду над чувствительностью [Pugsley A.T., 1966, 1968; Syme J.R., 1968; Keim D.L. et al., 1973; Klaimi Y.Y., Qualset C.O., 1973; Welsh J.R. et al., 1973; Law C.N. et al., 1974]. По некоторым данным, однако, нечувствительность растений мягкой пшеницы к длине дня доминирует не всегда [Piech J., 1969; Klaimi Y.Y., Qualset C.O., 1973; Halloran G.M., 1976].

Дигенный контроль рассматриваемого признака впервые показал А.Т. Pugsley [1966], выявивший рецессивный ген, контролирующий частичную чувствительность к короткому дню у растений сорта Thatcher. Этот ген был не аллелен таковому, идентифицированному ранее у сорта Selkirk [Pugsley A.T., 1965]. А.Т. Pugsley [1966] предложил обозначить генотип сорта Triple Dirk как $XXYY$ (где X – главный ген нечувствительности к короткому дню, Y – минорный), а сорта Thatcher – $xxyy$. В следующей своей работе он заменил символы X и Y на $P1$ и $P2$ (от англ. *photoperiod*) соответственно [Pugsley A.T., 1968]. Рядом других исследователей был показан моно- [Стельмах А.Ф., Кучеров В.А., 1984] и дигенный [Piech J., 1969; Klaimi Y.Y., Qualset C.O., 1983; Стельмах А.Ф., Кучеров В.А., 1984; Андрияш Н.В., 1983] контроль рассматриваемого признака.

Y.Y. Klaimi, C.O. Qualset [1983] при интерпретации данных своей работы предположили, что за фотопериодическую реакцию у пшеницы отвечают два гена с тремя аллеломорфами каждый, и что почти нечувствительные к длине дня сорта Sonora 64 и Extra Early Blackhull несут разные аллели генов, контролирующих нечувствительность к длине дня. Генотип первого из этих сортов был определен как $A1A1B1B1$, второго – $A3A3B3B3$, причем аллели $A1$ и $B3$ являются наиболее сильными в своем фенотипическом проявлении. Доминирование в серии аллелей гена A ступенчатое: $A1 > A2 > A3$, при этом аллель $B1$ доминирует над аллелью $B2$, а $B2$ – над $B3$, но аллели $B1$ и $B3$ кодоминантны.

Изучение F_2 гибридов от скрещивания ярового сорта Sonora 64 с двумя чувствительными к фотопериоду озимыми сортами Warrior и Lancer показало, что нечувствительность к длине дня контролируется двумя главными генами [Keim D.L. et al., 1973; Welsh J.R. et al., 1973]. Эти же авторы сделали вывод о возможном существовании еще и гена-модификатора, который при данной схеме эксперимента им не удалось выявить. В F_2 и F_3 гибридов они показали существование доминантного эпистаза для этой дигенной системы. Трехгенной моделью контроля фотопериодической чувствительности оперирует еще ряд авторов [Андрияш Н.В., 1984; Мережко А.Ф., 1984а; Гончаров Н.П., 1985б, 1986б].

С использованием анеуплоидов сорта Chinese Spring, созданных E.R. Sears [1954], было проведено значительное число исследований по локализации в хромосомах у мягкой пшеницы генов, контролирующих нечувствительность к длине дня (табл. 1.49).

Моносомный анализ признака в комбинации скрещивания Cheyenne на Sonora 64 позволил локализовать два доминантных гена нечувствительности к длине дня: один, обозначенный авторами $Ppd1$, – в хромосоме 2D [Welsh J.R. et al., 1973; Pirasteh B., Welsh J.R., 1975], другой, $Ppd2$, – в хромосоме 2B [Welsh J.R. et al., 1973]. Одновременно было сделано предположение о наличии третьего доминантного гена с более слабым фенотипическим эффектом в одной из трех хромосом 4A*, 7B или 6D [Pirasteh B., Welsh J.R., 1975]. Впоследствии третий ген $Ppd3$ был локализован C.N. Law et al. [1978] в хромосоме 2A у сорта Chinese Spring (идентичность его гену, обозначенному ранее B. Pirasteh, J.R. Welsh [1975] как $Ppd3$, экспериментально показана не была). Ген $Ppd2$ был локализован в коротком плече хромосомы 2B [Boyd M.J.R., 1974; Law C.N. et al., 1978]. R. Scarth и C.N. Law [1983, 1984] подтвердили эту локализацию, указав также на существование гена-модификатора, отвечающего за раннее колошение, в длинном плече хромосомы 2B сорта Marquis. Эти авторы также уточнили локализацию генов, контролирующих нечувствительность к длине дня $Ppd1$ и $Ppd2$, в длинных плечах хромосом соответственно 2D и 2B [Scarth R., Law C.N., 1984]. В хромосоме 2A исследователям так и не удалось обнаружить ни у одного из изученных сортов ген, обуславливающий сильную нечувствительность к фотопериоду, подобно генам, локализованным в хромосомах 2D и 2B. Доминантные гены $Ppd1$ и $Ppd2$ были картированы A.J. Worland, E. Sayers [1996] на коротких плечах хромосом 2D и 2B.

**Локализация генов, контролирующих фотопериодическую чувствительность,
в хромосомах мягкой пшеницы (исследования выполнены в условиях короткого дня)**

Критические хромосомы																Метод изучения	Источник
1A	2A	5A	1B	2B	3B	4B	5B	6B	7B	1D	2D	3D	4D	6D	7D		
+					+	+		+							+	Замещенные линии Chinese Spring/Hope	G.M. Halloran, C.W. Boydell [1967]
			+			+			+						+	То же	С.Н. Звейнек [1984]
						⁺¹	⁺	⁺¹					⁺			Замещенные линии Chinese Spring/Cappele-Desprez	C.N. Law, A.J. Worland [1973]
		⁺¹				⁺¹	⁺¹	⁺¹		⁺¹		⁺¹	⁺			То же	C.N. Law et al. [1974]
				⁺³							⁺²					Моносомный анализ Chinese Spring × Sonora 64	J.R. Welsh et al. [1973]
				⁺³		⁺			⁺		⁺²			⁺		То же	B. Pirasteh, J.R. Welsh [1975]
	⁺⁴			⁺⁵												Чужеродные замещения	C.N. Law et al. [1978]; К. Ло и др. [1981]; R. Scarth, C.N. Law [1983]
				⁺³							⁺²					Моносомный анализ Diamant II × Sharbati Sonora	Э.Б. Алиев [1982]
											⁺²					Моносомный анализ Diamant II × Скороспелка 35	Э.Б. Алиев [1982]
	⁺⁶			⁺⁵							⁺⁷					Анеуплоидные и замещенные линии	R. Scarth, C.N. Law [1984]
				⁺												Реципрокный моносомный анализ F ₁ Spica × Bersée	J.A. Hoogendoorn [1985a]

Примечание: ¹ – совместное влияние яровизации и длины дня; ²⁻⁴ – обозначены соответственно как доминантные гены Ppd1...Ppd3; ⁵ – локализованы с точностью до короткого плеча; ⁶⁻⁷ – локализованы с точностью до длинного плеча.

D.L. Keim et al. [1973] показали эпистаз доминантного гена *Ppd1* над геном *Ppd2*. Для последнего позже было установлено отсутствие дозового эффекта [Hoogendoorn J.A., 1985b]. В то же время А.Т. Pugsley [1965, 1968] на сорте Triple Dirk не наблюдал эпистаза гена *X (P1)* по отношению к гену *Y (P2)*, хотя А.Ф. Стельмах, В.А. Кучеров [1984], используя тот же сорт Triple Dirk (носитель генов *X* и *Y*), оперируют с моделью эпистаза.

Во избежание разночтений, оговорим систему обозначений генов, контролирующих чувствительность к фотопериодизму у мягкой пшеницы. В ряде работ генам *P1* и *P2* А.Т. Pugsley [1968] совершенно необоснованно были присвоены символы *Ppd1* и *Ppd2* соответственно [Stelmakh A.F., 2001]. Так как аллельность генов *P1* и *P2* генам *Ppd1* и *Ppd2* до настоящего времени не определена, полагаем механическую замену символов некорректной⁸. Имеются указания на ортологию генов *Ppd2* мягкой пшеницы и *Ppd-H1* ячменя [Snape J.W. et al., 1996]. Доминантный ген *Ppd-D1* является важным для адаптации пшеницы. В исследовании L. Huang et al. [2012] показано наличие трех гаплотипов: гаплотип I без делеции, гаплотип II с делецией размером в 24 п.н. и гаплотип III с двумя делециями 24 и 15 п.н., которые были обнаружены в кодирующей области у 80 образцов *Ae. squarrosa*. Распределение гаплотипов имело подвидоспецифичность. Все типичные образцы подвида *tauschii* имели гаплотип I, тогда как все изученные образцы подвида *strangulata* – гаплотип III. Три гаплотипа были обнаружены у образцов, которые по морфологии не были четко определены авторами с точностью до подвида, т. е. у так называемых “переходных форм”. У изученных образцов мягкой пшеницы, как и у образцов ее донора генома D подвида *strangulata*, был выявлен только гаплотип III. Более того, в мягкой пшенице обнаружена делеция размером в 16 п.н. в 8-м экзоне гена *Ppd-D1*, которая не была выявлена ни в одном из изученных образцов *Ae. tauschii*.

В последнее время к признаку опять стал проявляться значительный интерес исследователей [Wilhelm E.P. et al., 2009; Yang F.P. et al., 2009].

⁸ Для пояснения сути наследования признаков очень важна информация о наследовании признаков. Введение же символов аллелей генов *Ppd* – *Ppd-1Da* и *Ppd-1Db* никакого отношения к генетике не имеет, так как это молекулярно-биологическое обозначение вариантов нуклеотидных последовательностей этих генов. В настоящее время описано пять аллелей гена *Ppd-D1*, но только один из них связан с контролем нечувствительности к фотопериоду [Beales J. et al., 2007]. Со временем будут обнаружены еще аллели, и для выяснения доминантности–рецессивности признаков будут требоваться “специальные” разъясняющие издания. Нынешние составители “Каталога символов генов пшениц” J. Dubcovsky и K^c не понимают, что их молекулярно-биологические “изыски” имеют только опосредованное отношение к генетике и определению характера наследования признаков, и кроме них для других групп исследователей не часто интересны. В то время как концептуальное открытие Г. Менделя, введшего буквенную символику для обозначения фенотипически контрастных и отличающихся по характеру доминантности–рецессивности состояний одного и того же наследственного фактора и упростившего понимание сути явления, все еще востребованно, так как дает возможность представить в явном виде характер наследования признаков в ряду поколений [Голубовский М.Д., 2000].

В литературе по мягкой пшенице нет сведений о сцеплении генов, контролирующих качественные признаки, с генами нечувствительности к длине дня. Использование количественных показателей роста и продуктивности в качестве фенотипических маркеров фотопериодической чувствительности весьма проблематично. Так, А.Т. Pugsley [1966] удалось выявить зависимость между увеличением числа листьев на стебле и укорочением длины дня. Однако одновременно им было показано, что у нечувствительных сортов при выращивании при разной длине дня значение этого количественного признака не меняется. Аналогичные результаты позже получили J. Piech [1969], Н.П. Гончаров [1986б] и ряд других исследователей.

Оценку чувствительности к длине дня для F_1 – F_3 гибридов и родительских форм мы проводили по продолжительности периода “высадка–колошение” на укороченном 13-часовом дне (оптимизация продолжительности дня – поиск наиболее подходящей для изучения признака у мягкой пшеницы – была проведена в специальных методических экспериментах [Гончаров Н.П., 1986б]).

Результаты изучения генетического контроля слабой чувствительности к длине дня у ряда сортов мягкой пшеницы представлены в табл. 1.50. Для некоторых комбинаций скрещивания разделение на фенотипические классы было уточнено по изучению растений F_3 гибридов. Видим, что расщепления в F_2 и F_3 гибридов в комбинации скрещивания Ульяновка на Sonora 63 соответствуют трехгенной гипотезе. На основании этого можно сделать вывод о том, что различия по реакции на длину дня между Ульяновкой и Sonora 63 определяются тремя доминантными генами *Ppd* [Гончаров Н.П., 1987]. Таким образом, подтверждены данные, ранее полученные В. Pirasteh, J.R. Welsh [1975], о детерминации нечувствительности у сортов мягкой пшеницы тремя неаллельными доминантными генами. Это заключение совпадает с данными D.L. Keim et al. [1973], J.R. Welsh et al. [1973], Z. Martinič [1973], Н.В. Андрияша [1984]. Отсутствие у растений F_2 гибридов этих комбинаций скрещивания трансгрессий в сторону большей или меньшей чувствительности по сравнению с родительскими формами позволяет также сделать заключение о том, что гены в рецессивном состоянии имеет сорт Ульяновка. Следовательно, доминантные гены имеют все изученные в гибридологическом анализе яровые сорта. Полученные результаты позволяют в дальнейших исследованиях использовать сорт Ульяновка как рецессивную по генам *Ppd* форму.

Сорта Cheyenne и Скороспелка 35, Скороспелка 35 и Sonora 64, а также замещенная линия Chinese Spring/Норе 5А и Sonora 64 отличаются между собой по двум доминантным генам (см. табл. 1.50). Поскольку сорта Cheyenne и Скороспелка 35 отличаются двумя парами доминантных генов *Ppd*, а сорт Скороспелка 35 имеет только один доминантный ген, то можно сделать вывод, что сорт Cheyenne имеет доминантный ген *Ppd* со слабым фенотипическим эффектом. Следовательно, его использование в экспериментах в качестве тестерной линии нецелесообразно. Показана идентичность по доминантным генам *Ppd* сорта Sonora 64 и линии-аналога А17/17 сорта Новосибирская 67 и отличие между линиями Chinese Spring/Норе 5А и Скороспелка 3⁶ (*Vrn1*). Гибридологический анализ комбинации

Таблица 1.50

**Фактические и соответствующие им теоретические расщепления
в F₂ гибридов по чувствительности к длине дня**

Комбинация скрещивания	Фактическое отношение		χ^2		
	Слабо-чувствительные	Сильно-чувствительные	3:1	13:3	15:1
Ульяновка × Lee	162	49	0,40	2,65	102,8
Ульяновка × Императорка	57	14	1,06	0,64	20,9
Ульяновка × Новосибирская 67	200	49	3,76	0,14	76,6
Ульяновка × Саратовская 29	61	29	2,50	10,70	103,6
Ульяновка × к-47098	118	42	0,13	109,23	634,0
Cheyenne × Скороспелка 35	217	19	36,16	17,73	1,31
Sonora 64 × Скороспелка 35	72	7	10,98	5,07	0,92
Ульяновка × Sonora 63	537	10	156,60	18,25	0,25
Chinese Spring/Hope 5A × Sonora 64	78	4	17,71	10,36	0,26
A17/17 × Sonora 64	62	0	—	—	—
Chinese Spring × Кияк	164	67	1,98	15,94	204,12
Chinese Spring/Hope 5A × Скороспелка 3 ⁶ (<i>Vrn1</i>)	62	20	0,02	1,71	46,05

скрещивания Sonora 64 на Chinese Spring/Hope 5A показал, что различие между ними по чувствительности к длине дня обусловлено двумя неаллельными доминантными генами *Ppd*. Изучение этой комбинации представляло интерес в том плане, что несмотря на широкое использование анеуплоидных линий сорта Chinese Spring в генетических экспериментах по изучению чувствительности к фотопериоду мягкой пшеницы, гибридологический анализ для определения числа доминантных генов *Ppd* у самого сорта никем не был проведен. Линия Chinese Spring/Hope 5A была взята в исследование из-за наличия у нее доминантного гена *Vrn1*, а следовательно, отсутствует реакция на яровизацию, которой обладает сам сорт Chinese Spring. В то время как по чувствительности к фотопериоду сорт Chinese Spring и линия Chinese Spring/Hope 5A не отличаются [Гончаров Н.П., 1986б].

Сорта с моногенным типом контроля чувствительности к фотопериоду необходимы для создания генетической коллекции по признаку. Особенно важен поиск сортов с моногенным контролем признака по самому слабому из доминантных генов, а именно *Ppd3*, с последующей идентификацией его относительно сортов Sonora 64 и Chinese Spring. К настоящему времени в литературе практически нет данных о сортах с точно установленным моногенным контролем признака (табл. 1.51). Линии Strain A (Triple Dirk² × Thatcher) и Strain B (Triple Dirk × Thatcher²), созданные А.Т. Pugsley [1968], вероятнее всего, к настоящему времени утеряны. У большинства изученных нами сортов, таких как Lee, Императорка, Новосибирская 67, Саратовская 29 и образца к-47098, снижение чувствительности к фотопериоду контролируется моногенно, причем геном со слабым фено-

Таблица 1.51

Изученность сортов мягкой пшеницы по генам *Ppd**

Сорт	Чувствительность к длине дня	Предполагаемый или известный генотип (гаплоидный)	Источник
Sonora 64	Нечувствительный	<i>Ppd1Ppd2Ppd3</i>	B. Pirasteh, J.R. Welsh [1975]
Тот же	То же	<i>Ppd1Ppd2</i>	D.L. Keim et al. [1973]
Cheyenne	Очень чувствительный	<i>ppd1ppd2</i>	D.L. Keim et al. [1973]
Тот же	То же	<i>ppd1ppd2ppd3</i>	B. Pirasteh, J.R. Welsh [1975]
Chinese Spring	Слабочувствительный	<i>ppd1Ppd2</i> **	Э.Б. Алиев [1982]
Тот же	То же	<i>ppd1Ppd2Ppd3</i>	C.N. Law et al. [1978]
Скороспелка 35	»	<i>Ppd1ppd2</i> **	Э.Б. Алиев и др. [1982]
Marquis	Сильночувствительный	<i>ppd2</i> **	W.J.R. Boyd [1973]
Spika	Слабочувствительный	<i>Ppd2</i> **	J. Hoogendoorn [1985a]
Bersée	Сильночувствительный	<i>ppd2</i> **	J. Hoogendoorn [1985a]
Sharbati Sonora	Нечувствительный	<i>Ppd1Ppd2</i> **	O.I. Maystrenko, E.B. Aliev [1985]

Примечание. * – Списки генов сортов, определенных молекулярно-биологическими методами см. “Каталог...” [McIntosh R.A. et al., 2008–2010]; ** – по другим генам информации нет.

типическим эффектом. Вероятно, таковым является доминантный ген *Ppd3*. К сожалению, отсутствие сортов с идентифицированным доминантным геном *Ppd3* не позволяет нам выполнить его определение у сортов. И поскольку на сегодняшний день не описано других, кроме *Ppd1...Ppd3*, генов, мы можем предположить, что у этих сортов снижение чувствительности к фотопериоду контролируется наиболее слабым в своем фенотипическом проявлении геном, а именно доминантным геном *Ppd3*. Ранее Э.Б. Алиев [1982] для другого материала также предполагал генетический контроль снижения фотопериодической чувствительности геном *Ppd3*. Хромосомная локализация этого гена у сортов с таким типом реакции вызывает трудность из-за отсутствия моносомной серии по сорту, имеющему очень сильную реакцию на фотопериод, и отсутствия ортологии между генами *Ppd1* и *Ppd3*. Более того, гены *Ppd1* и *Ppd2* относятся к разным семействам [Beales et al., 2007]. К настоящему времени не создано ни одной моносомной серии по сорту с чувствительностью к фотопериоду, как у сорта Ульяновка. По этой причине идентификация будет возможна, вероятно, только с применением молекулярных маркеров [Snare J.W. et al., 1996; Sourdille P. et al., 2000], так как морфологические маркеры, тесно сцепленные с генами *Ppd*, не обнаружены [Гончаров Н.П., Митрофанова О.П., 1989; Worland J., Law C.N., 1986].

Относительно селекционного использования доминантных генов *Ppd* можно заметить следующее. А.А. Worland [1996] предположил, что доминантный ген *Ppd1* является основным геном, контролирующим слабую

чувствительность к фотопериоду южно-европейских сортов мягкой пшеницы, обеспечивая им адаптивность короткому дню этой зоны. Вне Европы наличие данного гена характерно для сортов, полученных в селекционной программе CIMMYT. Доминантный ген *Ppd3*, согласно нашим данным и результатам Э.Б. Алиева [1982], характерен для сортов Центральной и Северной Европы, а также Канады и Севера США. Географическое распределение доминантного гена *Ppd2* не определено. Аллель *Ppd2* (*Ppd-D1a*) присутствует во всех коммерческих сортах Китая, выпущенных после 1970 г., за исключением яровых пшениц из высоких широт Северо-Западного Китая и озимой пшеницы из провинции Ганьсу и Синьцзян [Yang F.P. et al., 2009]. При этом источником данного гена для китайских сортов мягкой пшеницы послужили японский сорт Akagomughi и два китайских сорта – Mazhamai и Youzimai.

Потомства растений, которые были определены как рецессивные по генам *Ppd*, изучались в F_4 и F_5 гибридов с яровизацией и без таковой. В результате выделены линии 278/1-3 и 278/2-5, имеющие три рецессивных гена *Ppd* – *ppd1...ppd3* и доминантный ген *Vrn1*, контролирующий у них яровой тип развития (табл. 1.52). Линия 278/1-3 зарегистрирована в коллекции ВИР под номером к-59580 как яровая линия, имеющая три рецессивных гена *Ppd*, а именно, *ppd1...ppd3*. А.Ф. Мережко и др. [1997] создали линию с похожими характеристиками.

Скрининг тетраплоидных видов пшениц показал, что ни у одного из изученных видов нет форм со слабой чувствительностью к фотопериоду, а следовательно, ни один из них не подходит в качестве тетраплоидного компонента для гибридизации с *Ae. squarrosa* при получении гексаплоидной пшеницы. A.R. Bentley et al. [2011] показали наличие у сортов твердой пшеницы фенотипически более “сильной” аллели гена *Ppd3* (*Ppd-A1a*), чем у мягкой пшеницы.

Ранее было показано, что доминантные гены *Vrn* в селекционные сорта мягкой и твердой пшениц не “пришли” из их яровых диплоидных предков, а были получены “заново” [Golovnina K. et al., 2010]. Также совершенно непонятно отсутствие значительной изменчивости по чувствительности к фотопериоду у доноров геномов В(Г) и D мягкой пшеницы *Ae. speltoides* и *Ae. squarrosa*. Этот один из важнейших агрономических признаков имеет сильную выраженность только у мягкой пшеницы. L. Huang et al. [2011] не обнаружили среди изученных ими образцов *Ae. squarrosa* гаплотип гена *Ppd1* (*Ppd-D1*), характерный для образцов

Таблица 1.52

Определения доминантных генов *Vrn*, контролирующих яровой тип развития у линий 278/1-3

Тестерные линии	Расщепление по типу развития в F_2 гибридов		χ^2	
	яровых	озимых	3:1	15:1
Triple Dirk E (<i>Vrn3</i>)	87	5	18,78	0,10
Ульяновка (рецессив)	118	5	28,75	1,00
Triple Dirk D (<i>Vrn1</i>)	120	0	–	–

мягкой пшеницы с пониженной чувствительностью к длине дня. Однако заметим, что ранее С. Shindo, Т. Sasakuma [2001] описали скороспелый мутант *Ae. squarrosa*, не отзывающийся на сокращение длины дня удлинением вегетационного периода.

При анализе методом главных компонент результатов изучения при различной длине дня признака “продолжительность периода всходы–колошение” мягкой пшеницы показано влияние на его выраженность реакции на яровизацию [Гончаров Н.П., Ефимов В.М., 1990]. Результаты экспериментальной проверки этой гипотезы на специально подобранном для получения однозначного ответа материале, полученной при интерпретации результатов многомерного статистического анализа, декларации позволили построить ряд [Гончаров Н.П., Агаджанов А.А., 1993] (CS – Chinese Spring):

$$\begin{aligned} & \text{CS/Ciano F67 2D} > \text{CS}/T. \textit{spelta} \text{ 5A} \geq \text{CS/Hope 5A}, \text{ тетра 5D CS} > \\ & \quad (Ppd1Ppd1) \quad (Vrn1Vrn1) \quad (Vrn1Vrn1Vrn3Vrn3) \text{ (две доп. дозы } Vrn3) \\ & > \text{CS/Cheyenne 2D}, \text{ CS/Ульяновка 2A}, \text{ CS/Cheyenne 2A}, \text{ CS/Poso 2D}, \\ & \quad \text{(у всех генотип по генам } Ppd \text{ без изменений)} \\ & \text{CS/Ульяновка 2D}, \text{ Chinese Spring} > \text{CS/Cheyenne 2D} > \\ & \quad \text{(контроль)} \quad (Vrn3Vrn3) \\ & > \text{CS/Cheyenne 2B} > \text{CS/Ульяновка 2B}. \\ & \quad (ppd2 \text{ } ppd2) \quad (ppd2 \text{ } ppd2) \end{aligned}$$

Во-первых, прослеживается очень сильное влияние на скорость развития растений мягкой пшеницы доминантного гена *Ppd1*. Далее следуют линии Chinese Spring/*T. spelta* 5A и Chinese Spring/Hope 5A с доминантными генами *Vrn1* и *Vrn3* (задержка в колошении три дня по сравнению с Chinese Spring/Ciano F67 2D, дата колошения которого была принята за точку отсчета (ноль)) и линия тетра5D Chinese Spring с четырьмя дозами доминантного гена *Vrn3*, что, по данным G.M. Halloran [1976], полностью ингибирует у этого сорта потребность в яровизации. Затем колосятся с задержкой в 7–9 дней сам сорт Chinese Spring и замещенные линии, не претерпевшие изменений по доминантным генам *Vrn* и *Ppd*. Линии, лишенные как доминантного гена *Vrn3*, так и *Ppd2*, колосятся более чем с двухнедельной задержкой.

Подобные данные получены и в результате изучения этого же экспериментального материала в г. Гифу (Япония) (рис. 1.48). Они подтверждают ранее сделанные выводы о расположении в хромосомах 2D и 2В генов, снижающих чувствительность к фотопериоду. Таким образом, при использовании данного материала различия по длине вегетационного периода сохраняются, т. е. изменчивость по скороспелости, обусловленная реакцией на яровизацию при озимом посеве, полностью не нивелируется, и различия имеются как при изучении в естественных условиях Ашхабада, так и Гифу. На основании вышеизложенного можем сделать вывод о различном влиянии разных доминантных генов *Vrn* на темпы индивидуального развития сортов пшеницы при ее выращивании при озимом посеве на естественном коротком дне, а также о необходимости использования в генетических исследованиях фотопериодической реакции материала, не различающегося по доминантным генам *Vrn*.

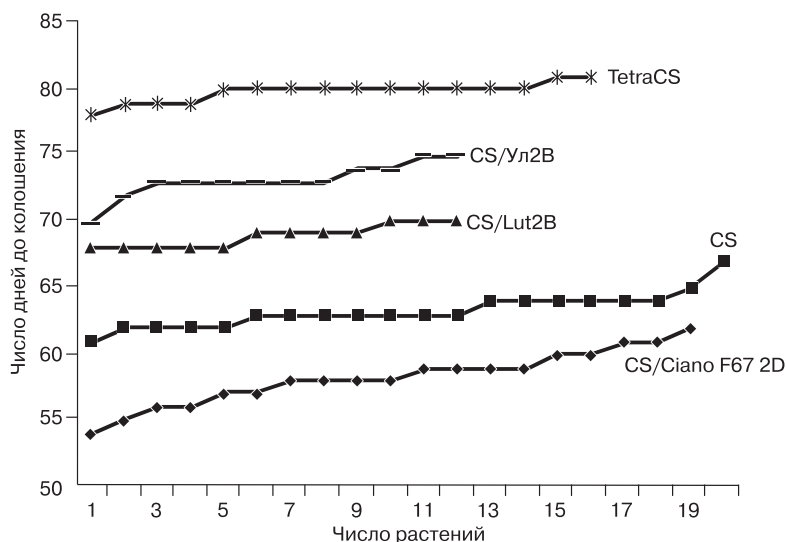


Рис. 1.48. Реакция изогенных и замещенных линий на фотопериод и яровизацию при выращивании на естественном коротком дне в условиях г. Гифу (Япония) (по: [Goncharov N.P., Watanabe N., 2005]).

CS – Chinese Spring, Lut – Лютесценс 62, Ул – Ульяновка.

Определение у Chinese Spring единственного доминантного гена *Ppd2* с сильным фенотипическим эффектом позволило физически его картировать [Goncharov N.P., Watanabe N., 2005]. Результаты изучения колошения линий с делециями сорта Chinese Spring представлены на рис. 1.49. Их мож-

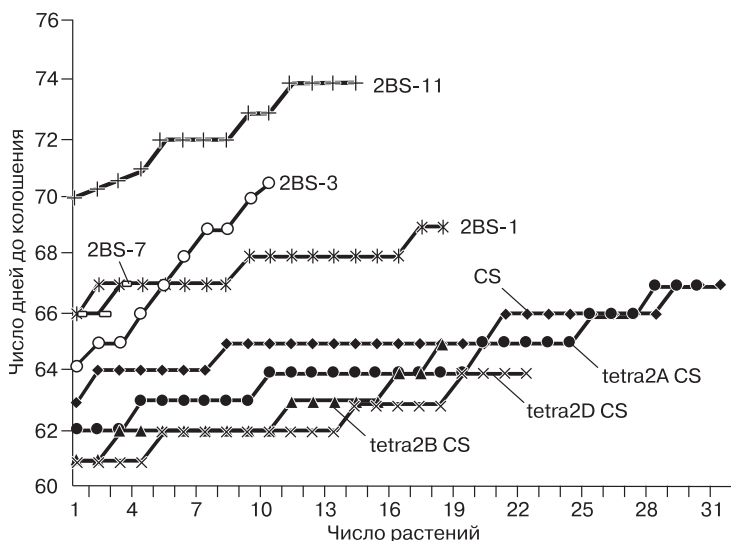


Рис. 1.49. Результаты изучения линий с делециями сорта Chinese Spring (CS) на естественном коротком дне в г. Гифу (Япония) (по: [Goncharov N.P., Watanabe N., 2005]).



Рис. 1.50. Физическая карта короткого плеча хромосомы 2В сорта Chinese Spring. Длина делеции (FL) и расстояния между делециями указаны в левой части рисунка.

Хромосомная область между FL = 0,53 и FL = 0,27 показывает предполагаемые расположения гена *Ppd2* (*Ppd-B1*).

но интерпретировать как расположение доминантного гена *Ppd2* между 0,53 и 0,27 точками разрыва короткого плеча хромосомы 2В (рис. 1.50).

Поиск генов-маркеров для генов *Ppd*.

Широкому использованию генов *Ppd* в селекционном процессе и разработке научного обоснования селекции на изменение времени цветения (колошения) препятствовала слабая изученность генетического контроля нечувствительности пшениц к длине дня и отсутствие информации о “генах-маркерах”, тесно сцепленных с генами *Ppd*⁹.

При определении совместного наследования признаков во 2-й гомеологической группе наибольший интерес представлял поиск маркеров для генов *Ppd*, контролирующих фотопериодическую реакцию мягкой пшеницы. С этой целью нами изучено совместное наследование генов *Ppd* с генами двух систем, локализованными ранее в хромосомах 2-й гомеологической группы, а именно, контролирующими фенольную реакцию зерновки (*Tc* – *Tyrosinase in caryopsis*) и наличие антоциана на ушках листового влагалища (*Ra* – *Red auricle*).

В исследование были включены два сорта мягкой пшеницы, различающиеся между собой по чувствительности к фотопериоду (см. табл. 1.50), окраске ушек листового влагалища и фенольной реакции зерновок. Сорт Ульяновка (к-29439), озимый, один из самых чувствительных к длине дня, обладает красными ушками, со слабой реакцией зерновок на фенол (0–2 балла). Сорт Sonora 63 (к-45397), яровой, один из самых нечувствительных к длине дня, с зелеными ушками, с сильной реакцией зерновок на фенол (4 балла). Для определения характера наследования этих признаков сорта Ульяновка и Sonora 63 были скрещены между собой.

Ген *Ra*, контролирующий антоциановую окраску ушек листового влагалища. У некоторых сортов мягкой пшеницы ушки листового влагалища имеют красный или бледно-красный цвет, обусловленный присутствием антоцианов (цианидина или его глюкозида). У других сортов окраска ушек зеленоватая. А.С. Zeven [1985], обобщив данные литературы, предположил контролирование пигментации ушек одним доминантным геном *Ra*. На основании косвенных результатов по сцеплению этого гена с геном *Sr6*

⁹ В настоящее время гены секвенированы, к ним подобраны праймеры и они легко могут идентифицироваться [Беспалова Л.А. и др., 2010].

он же сделал вывод о расположении гена *Ra* в хромосоме 2D [Zeven A.C., 1985]. Экспериментально подтвердить эту гипотезу ему не удалось, так как в изученной им комбинации скрещивания была выявлена нестабильность в проявлении окраски ушек у растений мягкой пшеницы.

В наших экспериментах мы окраску ушек листового влагалища у гибридных растений определяли визуально, разделяя их на два класса по ее наличию–отсутствию. В F_2 гибридов Ульяновка $\times$ Sonora 63 выщепилось 438 растений с красными ушками и 126 – с зелеными. Приведем результаты рассмотрения гипотез наследования признака в этой комбинации скрещивания:

15:1	529,75 : 35,25	$\chi^2 = 249,21$	$P < 0,05$
13:3	458,25 : 105,75	$\chi^2 = 4,77$	$P < 0,05$
3:1	423,00 : 141,00	$\chi^2 = 2,13$	$P > 0,05$

Полученное фактическое расщепление соответствует теоретическому 3:1, что указывает на моногенный контроль различий данных сортов по этому признаку и хорошо согласуются с имеющимися в литературе данными (см. обзор A.C. Zeven [1985]).

Фактическое распределение по чувствительности к фотопериоду и окраски ушек листового влагалища в F_2 гибридов Ульяновка $\times$ Sonora 63 показано на рис. 1.51. Результаты проверки гипотезы об однородности выборок по критерию ω^2 дали $Q_0 = 0,189$, которое превышает табличное значение. Следовательно, нет оснований отвергать гипотезу об их однородности. Следовательно, сцепление между генами *Ppd1* и *Ra* отсутствует. Это может быть результатом не только расположения генов *Ppd1* и *Ra* в хромосоме на значительном расстоянии, но ошибочным отнесением A.C. Zeven [1985] гена *Ra* к хромосоме 2D, так как имеются сообщения о наличии антоциановых ушек у растений замещенной линии Chinese Spring/Ульяновка 1D [Гуляева З.Б., 1984] и возможности контроля признака генами, расположенными в хромосомах 1D, 4В и 6В [Хлесткина Е.К., 2011].

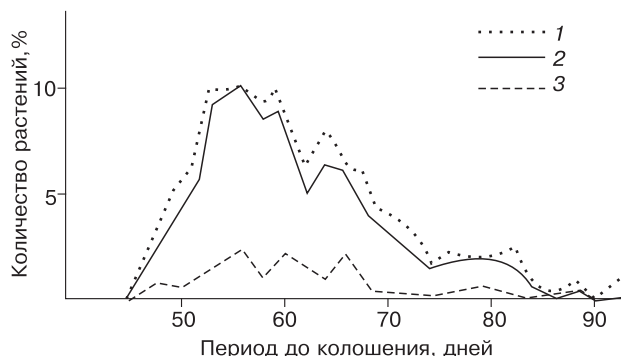


Рис. 1.51. Фактическое расщепление в F_2 гибридов Ульяновка на Sonora 63 по чувствительности к фотопериоду (1).

Указано также распределение по чувствительности к фотопериоду доли растений F_2 гибридов, имеющих антоциановую окраску ушек листового влагалища (2) и реакции на фенол “типа Ульяновка” (3).

Тирозиназа в кареопсисе. Так как фермент полифенолоксидаза, окисляющий фенол до хинонов, локализован в оболочке зерновки и контролируется генами материнского растения, мы имели возможность после получения информации о чувствительности к фотопериоду и окраски ушек листового влагалища у растений F_2 гибридов определить реакцию на фенол зерновок F_3 гибридов [Гончаров Н.П., Митрофанова О.П., 1989]. Распределение растений F_2 гибридов по чувствительности к длине дня и фенольной реакции зерновок комбинации Ульяновка на Sonora 63 представлено на рис. 1.51. В F_2 гибридов из 557 гибридных растений, изученных по реакции на фенол, 98 дали реакцию по типу сорта Ульяновка (0–1 балл). Степень потемнения зерновок остальных растений составила 2–4 балла (подробнее методику анализа смотри в работе S.W. Wnigley, K.W. Shepperd [1974]). Полученное расщепление соответствует теоретическому 13:3. Для установления совместного или независимого наследования между этими признаками нами проверялась гипотеза о принадлежности обеих выборок (см. рис. 1.51) к одной и той же генеральной совокупности, так как предполагалось наличие в меньшей выборке (с реакцией типа Ульяновка) смещения распределения вследствие сцепления или наличие однородности – в случае его отсутствия. Для проверки данной гипотезы использовали непараметрический критерий ω^2 . Полученное значение $Q_o = 0,446$ превышает табличное. Следовательно, опровергнуть гипотезу об однородности этих двух выборок нет основания, т. е. признаки наследуются независимо. На основании полученных результатов можно сделать вывод о расположении генов *Ppd* и *Tc* либо на значительном расстоянии друг от друга, либо в разных хромосомах. И в том и в другом случае ген, контролирующий признак “фенольная реакция зерновки”, не пригоден для использования в качестве генетического маркера для генов *Ppd*.

Так как нами показано независимое наследование признака “чувствительность к фотопериоду” относительно признаков “фенольная реакция зерновки” и “антоциановая окраска ушек листового влагалища”, гены *Tc* и *Ra*, контролирующие проявление этих признаков, не могут быть использованы в качестве маркеров для генов, контролирующих чувствительность к фотопериоду при создании генетической коллекции по признаку. Большинство других генов, определяющих проявление качественных признаков и локализованных в хромосомах 2-й гомеологической группы [McIntosh et al., 2008–2010], не относятся к легко выявляемым. Последнее требование является основным для генов-маркеров, по которым легко контролировать передачу потомству желательного гена [Захаров И.А., 1979] (в рассматриваемом случае генов, контролирующих чувствительность к фотопериоду).

Использование генов, контролирующих количественные показатели роста и развития растения пшеницы, в качестве маркеров затруднено в силу “статистичности” этих признаков, а именно, необходимости их оценки путем учета большого числа растений, обусловленной сильным варьи-

рованием количественного признака у отдельных растений. Вследствие этого среднее, выведенное из небольшого числа подсчетов, получается неточным [Кулешов Н.Н., 1959]. Поэтому, являясь характеристиками “в среднем”, подобные показатели не могут быть использованы как фенотипические маркеры для генов *Ppd*.

В настоящее время для генов *Ppd* ведется интенсивный поиск ДНК-маркеров [Балашова И.А. и др. 2003; Beales J. et al., 2007; Huang L. et al., 2012; и др.], и проводятся успешные геногеографические работы [Yang F.P. et al., 2009]. При этом возможно описание и новых генов *Ppd* [Khlestkina E. et al., 2009].

1.7. БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Белковые маркеры и изоферменты в основном использовались для анализа генофонда пшениц и их сородичей [Конарев В.Г., 1980, 1983; Созинов А.А., 1985, Драгович А.Ю., 2008] и редко для построения генетических карт [McIntosh R.A. et al., 2008–2010].

Фенольная реакция зерновки и колосковой чешуи. Известно, что при замачивании в слабом водном растворе фенола зерновки могут изменять окраску. Реакция основана на ферментатическом окислении фенола полифенолоксидазой, локализованной в оболочке зерновки. Механизм окисления не ясен [Гребинский С.О., 1975]. Генетический контроль реакции осуществляется генами, локализованными в L- и α-плечах соответственно хромосом 2A и 2D [Wrigley C.W., McIntosh R.A., 1975]. A.C. Zeven [1972] не исключает также возможности наличия гена и в хромосоме 2B. Символом *Tc1* он обозначил ген, локализованный в хромосоме 2A, *Tc2* – 2B и *Tc3* – 2D.

При определении реакции на фенол мы использовали методику S.W. Wrigley, K.W. Shepherd [1974]: предварительно замоченные в течение 12 ч при температуре 20 °C в дистиллированной воде зерновки обсушивали и помещали в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную 1%-м раствором фенола из расчета 0,01–0,02 мл/см². Интенсивность окрашивания определяли через 2,5 ч после выдерживания в термостате при температуре 40 °C и оценивали по пятибалльной шкале: 0 – без изменений, от 1 до 4 баллов – окраска от светло-коричневой до черной. Поскольку реакция зерновок в пределах растения однотипна, у каждого из них анализировали по три-пять зерновок.

Результаты изучения сортов пшениц по фенольной реакции зерновок представлены в табл. 1.53 (эксперимент выполнен совместно с д.б.н. О.П. Митрофановой).

Результаты изучения F₂ гибридов сортов мягкой пшеницы представлены в табл. 1.54.

Различия по фенольной реакции зерновки между сортами Sonora 63 и Ульяновка контролируются двумя генами, причем доминантные гены несет мексиканский сорт [Гончаров Н.П., Митрофанова О.П., 1989]. Подобные результаты получены и для других сортов (см. табл. 1.54).

Таблица 1.53

Полиморфизм сортов пшеницы по фенольной реакции зерновок

Вид, сорт	Тип реакции, в баллах		
	слабая (0–1)	средняя (2–3)	сильная (4–5)
<i>T. aestivum</i>			
Sonora 63	1s		4s
Ульяновка			
Japhet			4s
Sharbati Sonora			4s
A17/17		3s/4s	
Новосибирская 67		3s/4s	
Саратовская 29		3s	
Императорка		3s/4s	
Rang		2s	
Lee		3s/4s	
Контроль:			
Stewart 63 (<i>T. durum</i>)	0s		
Imperial (<i>S. cereale</i>)	1s	3s	4s

Таблица 1.54

Определение генетического контроля различий по гену *Tc*, контролирующему фенольную реакцию зерновки у сортов мягкой пшеницы

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2		
	с сильной реакцией	со слабой реакцией	3:1	13:3	15:1
Ульяновка × Sonora 63	473	84	16,29	0,49	122,3
Ульяновка × Новосибирская 67	30	6	1,33	0,10	6,66
Ульяновка × Саратовская 29	12	7	1,42	4,08	30,35
Ульяновка × Lee	43	13	0,10	0,73	27,50

Глюкозофосфатизомераза (GPI). Изоферменты глюкозофосфатизомеразы анализировали методом электрофореза в крахмальном геле, согласно Е.В. Левитес [1986]. Для анализа использовали нижние листья растений или первый лист 7–10-дневных проростков. Варианты GPI проанализированы, согласно Н.П. Гончарову, А.А. Коновалову [1996]. Гетерозигота $\beta\delta$ *Ae. speltoides* использовалась как маркер электрофоретической подвижности во всех зимограммах. Символ генов *Gpi* для мягкой пшеницы дан согласно G.E. Hart et al. [1993]. Полиморфизм по локусу *GPI-1* описан у ряда видов родов *Aegilops* и *Triticum* [Chojeski A.J.S., Gale M.D., 1982; Smith-Huerta N.L. et al., 1989]. Полиморфизм у дополненных линий Chinese Spring/*Ae. searsii* описан М.Е. Pietro et al. [1988]. Использование анеуплоидов Chinese Spring позволило локализовать у мягкой пшеницы гены *Gpi-1* на коротких плечах хромосом 1-й гомеологической группы [Hart G.E., 1979a] и в последующем успешно их картировать [Chojeski A.J.S. et al., 1983].

Результаты изучения пшениц и эгилопсов по *Gpi-1* представлены в табл. 1.55.

Таблица 1.55

Генетические различия по локусу *GPI-1* у видов пшениц эволюционной линии и эгилопсов (по: [Goncharov N.P. et al., 1998], с дополнениями)

Вид	Геном	Число обнаруженных <i>Gpi-1</i> генотипов							Всего
		$\alpha\alpha$	$\beta\beta$	$\beta\delta$	$\gamma\gamma$	$\delta\delta$	$\epsilon\epsilon$	$\xi\xi$	
<i>T. urartu</i>	A		6			196		3	205
<i>Ae. speltooides</i>	S		13+2 ^a +2 ^b	3 ^c		3+2 ^a			23 ^d
<i>Ae. aucheri</i>	S	1+2 ^b	14+5 ^b	3 ^c		0+4 ^a +3 ^b	1		26 ^d
<i>Ae. bicornis</i>	S ^b					9			9
<i>Ae. longissima</i>	S ^l		1+1 ^a +2 ^b	2 ^c +1		9+1 ^a			16 ^d
<i>Ae. searsii</i>	S ^s		5			41			46
<i>Ae. sharonensis</i>	S ^l		1	1 ^b		14+1 ^b			16 ^d
<i>Ae. squarrosa</i>	D				20				20
<i>Ae. crassa</i> 4×	DM ^{cr}				43				43
<i>Ae. crassa</i> 6×	DD ² M ^{cr}				37				37
<i>Ae. vavilovii</i>	DM ^{cr} S ^p				53				53
<i>Ae. juvenalis</i>	DM ^j U				4				4
<i>Ae. ventricosa</i>	DM ^u			11					11
<i>T. durum</i>	BA			1					1
<i>T. aethiopicum</i>	BA			1					1
<i>T. polonicum</i>	BA			1					1
<i>T. dicoccum</i>	BA			1					1
<i>T. turanicum</i>	BA			1					1
<i>T. dicoccoides</i>	BA			2			1?		3
<i>T. aestivum</i>	BAD	Многокомпонентный спектр							61
<i>T. spelta</i>	BAD	То же							2

Примечание: ^a – полиморфные образцы с двумя или более гомозиготными типами; ^b – полиморфные образцы с гетерозиготами и только одним гомозиготным типами; ^c – обе гомозиготы и гетерозигота присутствуют в образце; ^d – полиморфные образцы представлены в разных колонках.

Рис. 1.52. Зимограмма GPI в листьях гексаплоидных пшениц.

Дорожки: 1, 9 – Japhet; 2–5 – рожь Онохойская; 6 – Salmon (1RS-1BL транслокация, $\gamma\delta$ гетерозигота); 7 – нулли1В Саратовская 29; 8 – tetraThatcher.

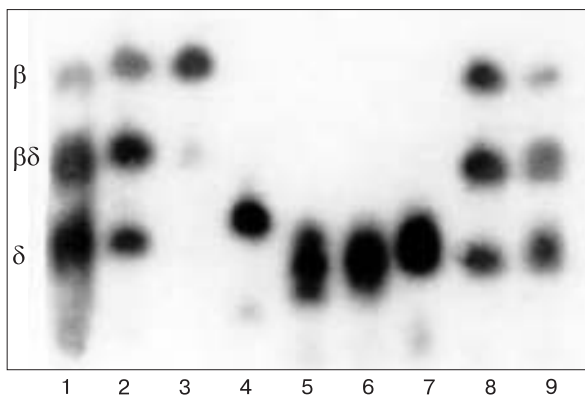


Таблица 1.56

Полиморфизм по локусу *GPI-1*
в образцах *Ae. speltoides* и *Ae. aucheri*
из коллекции ВИР

№ каталога ВИР	Генотип по <i>Gp1</i>					
	всего	$\alpha\alpha$	$\alpha\delta$	$\beta\beta$	$\beta\delta$	$\delta\delta$
<i>Ae. speltoides</i>						
к-21	8			8		
к-48	8			2		6
к-66	9			8	1	
к-197	10			5	2	3
к-198	10			10		
к-205	14			14		
к-389	7			2		5
к-452	3			3		
к-459	7			3	1	3
к-910	3			3		
к-1000	1			1		
к-1015	8			7	1	
к-1595	4			2	1	1
к-2229	9			9		
Rekhovot	22			22		
<i>Ae. aucheri</i>						
к-68	8			8		
к-77	8			8		
к-443	2			2		
к-464	10			4	3	3
к-657	10			10		
к-909	10			7	3	
к-911	9				2	7
к-1018	10				1	9
к-1276	95	4	3	51	27	10
к-1591	5			4	1	
к-1592	7			3	2	2
к-1594	88	20	48			20
к-1597	10			8	1	1
к-1706	10			8		2
к-2230	10			10		
к-2275	10			10		
к-2277	9			9		
к-2281	10			10		
к-2283	10			10		
к-2304	10			10		
к-2366	68	49	17			2
к-2369	10			10		

Все гексаплоидные виды пшениц, за исключением образцов мягкой пшеницы с пшенично-ржаным замещением 1R/1B либо транслокацией 1RL-1BS, имеют сложный спектр (рис. 1.52). У линий с пшенично-ржаным замещением 1R/1B либо транслокацией 1RL-1BS отсутствует β -подвижность. Из диплоидных видов наиболее полиморфными оказались *Ae. speltoides* и *Ae. aucheri* (табл. 1.56).

В образцах *Ae. speltoides* и *Ae. aucheri* обнаружены три аллельных варианта *GPI*, отличающиеся по электрофоретической подвижности (рис. 1.53).

При анализе образцов из коллекции ВИР обнаружено, что часть из них мономорфны по одной из аллелей, другие полиморфны по разным аллелям (см. табл. 1.56). Наличие гетерозигот свидетельствует о перекрестном опылении. Из тетраплоидных видов полиморфизм наблюдался только у *T. dicoccoides* (см. табл. 1.55) и *T. araraticum* с *T. timopheevii* (табл. 1.57; рис. 1.54).

Характер наследования *GPI-1* во всех изученных комбинациях скрещивания был кодоминантный. Более подробно результаты изучения *GPI-1* у видов пшениц и эгилопсов будут рассмотрены в разделе 3.3.

Использование линий с делециями позволило определить расположение гена *Gpi-1A* между делециями 1AS-1 и 1AS-2, в то время как ген *Gpi-1B* расположен дистально в хромосоме 1BS (все изученные линии с транслокациями не имеют его (см. рис. 1.52, дорожка 6).

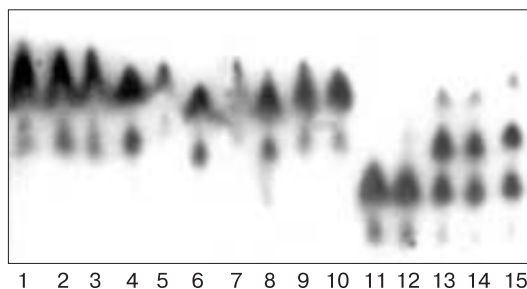


Рис. 1.53. Зимограмма GPI в листьях *Ae. speltooides* и *Ae. aucheri*.

Дорожки: 1–5 – гомозиготы αα, 6–10 – гомозиготы ββ; 11, 12 – гомозиготы δδ; 13–15 – гетерозиготы βδ.

Таблица 1.57

Генетические различия по локусу *GPI-1* у доминантных видов пшениц и видов секций *Monococcum* и *Timopheevii*

Вид	Геном	Число обнаруженных <i>Gpi-1</i> генотипов						Всего
		ββ	βδ	δδ	εξ	2β?	γγ	
<i>T. boeoticum</i>	A ^b A ^b	1 ^c	1 ^c	26			0	27
<i>T. monococcum</i>	A ^b A ^b	2		142			0	144
<i>T. sinskajae</i>	A ^b A ^b	1					0	1
<i>T. araraticum</i>	GGA ^u A ^u		3+19+2 ^a		6+14+2 ^a		0	44 ^c
<i>T. timopheevii</i>	GGA ^u A ^u		10		4	11	0	25

Примечание: ^a – гетерозиготы двух типов; ^c – полиморфные образцы представлены в разных колонках.

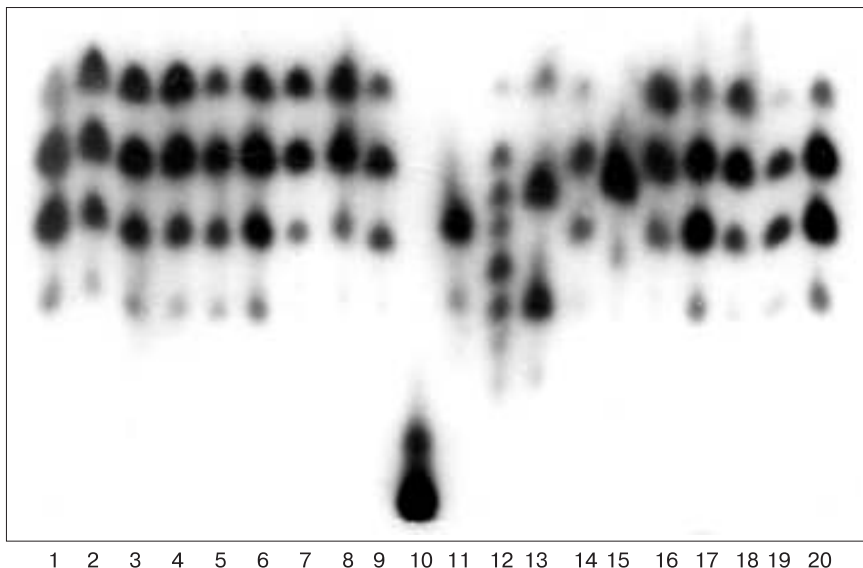


Рис. 1.54. Варианты GPI *T. araraticum* и его гибридов.

Дорожки: 1–5 и 16–20 – κ-1276 *Ae. speltooides*; 6 – BWE *T. dicoccum*; 7–8 – F₁ BS1E × κ-2366 *Ae. speltooides*; 9 – κ-1276 *Ae. speltooides*; 10 – PI 487270 *T. urartu* (гомозигота ζζ); 11 – Mauriscovemelho *T. turgidum*; 12 – F₁ κ-30258 *T. araraticum* × κ-20741 *T. monococcum*; 13 – κ-28132 *T. araraticum*; 14 – κ-30098 *T. araraticum*; 15 – C19 *Ae. squarrosa*.

1.8. ГОМЕОЛОГИЯ ГРУПП СЦЕПЛЕНИЯ ПШЕНИЦ И ДЕТЕРМИНАЦИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

1.8.1. Детерминация количественных признаков у мягкой пшеницы

Несмотря на заметное уменьшение общего числа выполненных работ и успешных локализаций, в частности, проведение исследований по определению хромосом, гены которых влияют на проявление количественных признаков (детерминируют их) методами анеуплоидного анализа практически прекратилось (см. список работ в сводке Н.П. Гончарова, В.М. Ефимова [2003]). При этом локализация генов, контролирующих количественные признаки сместилась в область применения QTL (quantitative trait loci).

Оживленные дискуссии относительно корректности–некорректности определения критических для детерминации количественных признаков хромосом заслонили собой основной вопрос: с чем имеет дело исследователь, т. е. что выявляется в результате проведения локализаций, о чем и какая получается информация, какой ее объем может быть продуктивно использован? Сбор и систематизация результатов успешных локализаций позволяют на основе имеющейся к настоящему времени совокупности таких данных [Гончаров Н.П., 1992; Гончаров Н.П., Ефимов В.М., 2003; Morris R., 1959–1982] рассмотреть многие вопросы не только применимости методов анеуплоидного генетического анализа, но и частной генетики мягкой пшеницы. Вся совокупность результатов по локализации в хромосомах генов, детерминирующих количественные признаки, на основе опубликованных и систематизированных (собранных) к настоящему моменту данных [Гончаров Н.П., 1992; Гончаров Н.П., Ефимов В.М., 2002; Morris R., 1959–1982] проанализирована и обработана нами методами многомерной статистики. Накопленный объем информации по хромосомной локализации генов, детерминирующих выраженность количественных признаков, позволяет заметить, что некоторые хромосомы чаще других являются критическими [Гончаров Н.П., 1992]. Имеются ли причины этого, или это произошло случайно? Для выяснения этого вопроса, с нашей точки зрения, представляет интерес проведение элементарной обработки методами многомерной статистики всей совокупности данных о локализациях количественных признаков у мягкой пшеницы, полученных с применением методов анеуплоидного генетического анализа (табл. 1.58, рис. 1.55, 1.56). Статистическая обработка совокупной матрицы данных выполнена методом главных компонент [Кендалл М.Дж., Стьюарт А., 1976] по стандартной программе. Выявленное сходное влияние на выраженность количественных признаков гомеологических хромосом важно в свете развития идей о детерминации количественных признаков генами, расположенными на гомеологических хромосомах, сходным образом.

Н. Nilsson-Ehle [1920] показал наличие полимерного контроля ряда признаков у мягкой пшеницы, поэтому можно было ожидать полифакториальный контроль и других признаков. E.R. Sears [1954] установил существование компенсационной межгеномной гомеологии хромосом, т. е. отсутствие генетического материала в той или иной степени компенсируется изменением его экспрессии в гомеологических хромосомах. Однако сре-

Таблица 1.58

Матрица главных компонент (из: [Гончаров Н.П., Ефимов В.М., 2003])

Хромосома	Главные компоненты					
	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я	6-я
1A	0,562	-0,267	-0,2	0,095	-0,282	0,518
1B	0,739	0,239	0,302	0,87	-0,063	-0,277
1D	0,621	-0,639	-0,148	0,631	-0,531	0,124
2A	-0,172	0,14	0,502	-0,202	0,575	-0,411
2B	-0,811	0,199	1,1	0,073	-0,343	0,392
2D	-0,506	-0,043	0,342	-0,455	0,336	0,172
3A	-0,203	-0,337	-0,759	-0,269	0,126	-0,106
3B	-0,627	-0,201	-0,284	0,582	0,85	0,137
3D	-0,894	-0,315	-0,623	0,326	0,453	0,072
4A	0,166	-0,125	-0,104	-0,367	-0,406	0,224
4B	-1,11	0,62	0,181	0,182	-0,193	-0,093
4D	-0,373	-0,316	0,018	-0,161	-0,455	-0,028
5A	0,407	1,34	-0,561	-0,561	-0,17	-0,432
5B	-0,17	0,7	-0,343	-0,19	-0,247	0,783
5D	1,09	0,764	0,186	0,551	0,554	0,174
6A	0,147	-0,17	0,166	0,012	-0,167	-0,711
6B	-0,142	-0,195	0,086	0,232	-0,447	-0,184
6D	-0,193	-0,266	-0,159	0,003	-0,261	-0,646
7A	0,977	-0,513	0,42	-0,704	0,467	0,216
7B	0,273	-0,486	0,204	-0,561	0,167	-0,141
7D	0,224	-0,124	-0,326	-0,087	0,035	0,217
Собственные числа, %	18,4	12,1	9,18	9,15	8,04	6,77

ди качественных признаков очень немногие следуют этому правилу (контролируются триплицированными генами) [McIntosh R.A. et al., 2008–2010]. Рассмотрим, как обстоит дело с количественными признаками.

Несмотря на отсутствие четко выраженного влияния определенных хромосом на количественные признаки (см. табл. 1.58), один из основных выводов состоит в том, что критические хромосомы по степени влияния на количественные признаки объединяются в соответствии с их гомеологией, т. е. по гомеологическим группам (см. рис. 1.55, *а, б*). Объединение критических для количественных признаков хромосом по гомеологическим группам позволяет говорить о том, что гомеологические хромосомы сходным образом участвуют в детерминации выраженности того или иного количественного признака. В противном случае группировка хромосом была бы произвольной. Таким образом, при всей полимерии генов, детерминирующих количественные признаки, выделяется их конечное число.

Гомеологические группы по степени влияния их хромосом на количественные признаки разделились на три контрастные группы (см. пару компонент 1–2, рис. 1.55, *а*). По влиянию на количественные признаки из их общего числа выделяются хромосомы 5-й гомеологической группы. Это, вероятно, обусловлено наличием в них генов *Vrn*, детерминирующих

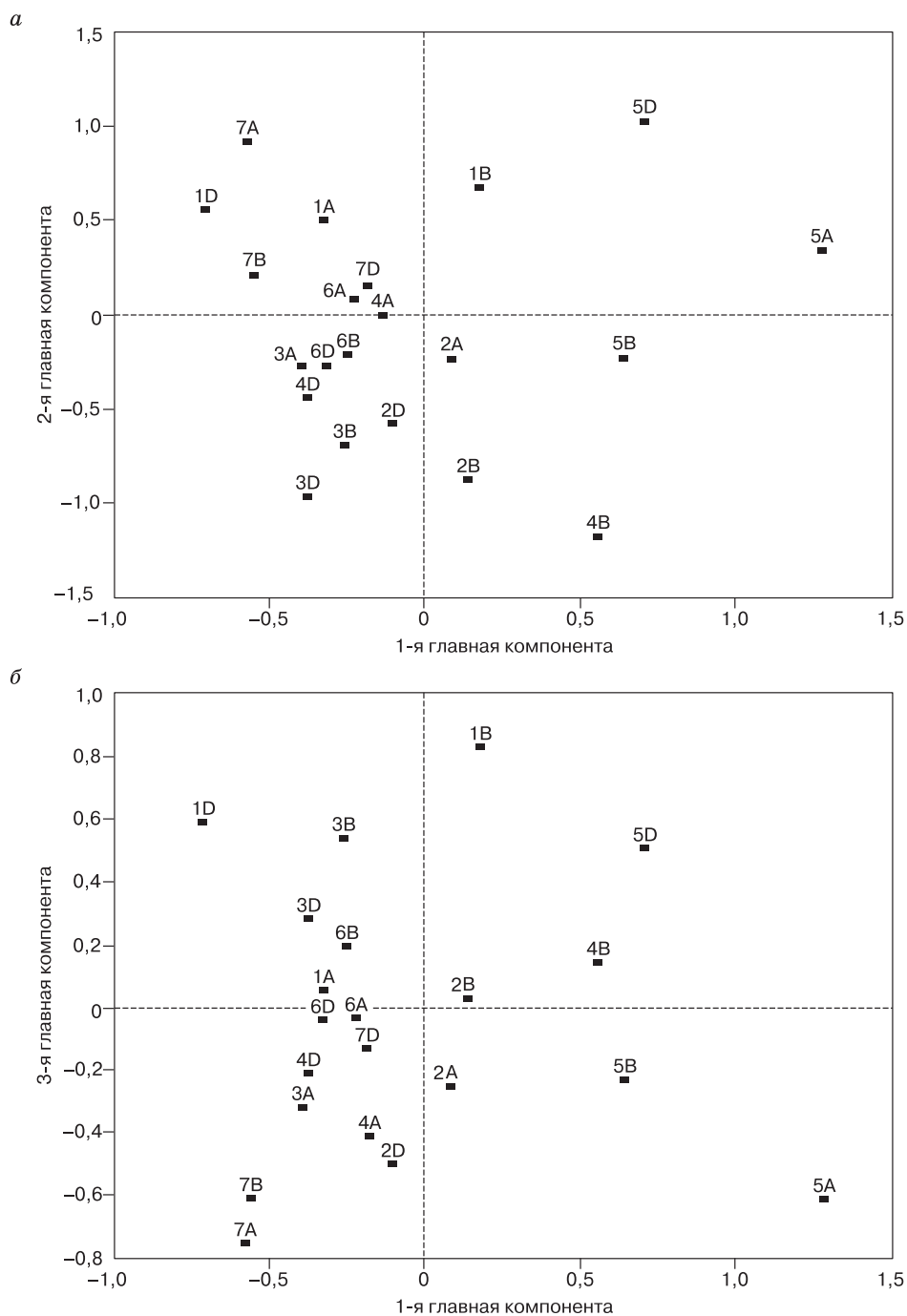


Рис. 1.55. Признаки в координатах 1-й и 2-й главных компонент (а) и 1-й и 3-й главных компонент (б) (из: [Гончаров Н.П., Ефимов В.М., 2003]).

не только яровость–озимость, но и скорость индивидуального развития, а следовательно, скороспелость и урожай. Влияние остальных гомеологических групп на признаки более или менее сходно (см. рис. 1.55, а, б).

Так как обработка результатов хромосомных локализаций методами многомерной статистики позволила выявить, что критические для 40 рассмотренных количественных признаков хромосомы группируются по гомеологическим группам (см. рис. 1.55, а, б), на основании этого нами делается вывод о том, что количественные признаки контролируются генами, расположенными в гомеологических хромосомах, сходно, а поэтому существует реальная возможность выделения для того или иного количественного признака конечного числа главных генов.

Заметим, что идея о конечном числе генов, контролирующих количественные признаки, в 20–30-е годы прошлого столетия интенсивно разрабатывалась замечательным отечественным генетиком Ю.А. Филипченко [1927, 1930]. Затем стала преобладать альтернативная точка зрения английских исследователей об их полигенном контроле и генах с главным и минорным эффектом [Мазер К., Джинкс Дж.Л., 1985]. И только для таких признаков, как высота растения (длина стебля), для которых было обнаружено существование счетного малого числа генов *Rht*, ее редуцирующих, стало разрабатываться описание наследования признака в рамках менделевской генетики (см. обзор А.Ф. Мережко [1994]). До сих пор преобладает точка зрения, что количественные признаки могут контролироваться малым числом главных генов, но и в этом случае на их долю приходится только часть (хотя и большая) изменчивости в их выраженности [Snape J.W., 1987]. Представление Ю.А. Филипченко [1927, 1930] о том, что контроль изменчивости количественного признака может быть полностью описан в рамках менделевской генетики, позднее никем не развивалось и не возобладало над точкой зрения английских исследователей. Не в последнюю очередь это связано с трудоемкостью предложенного метода их изучения – анализа поколений гибридов до F_4 – F_5 включительно. Более того, ни один из количественных признаков, описанных Ю.А. Филипченко [1930] как константных в своем проявлении, в дальнейшем никем из исследователей не изучался. Появившиеся в последнее время значительное число работ, посвященные изучению QTL [Hyne V. et al., 1994, Snape J.W. et al., 1996; и др.], косвенно подтверждают правоту Ю.А. Филипченко о детерминации количественных признаков счетным числом генов. В противном случае эти локусы невозможно было бы картировать.

В заключение заметим, что рассмотрение всей совокупности накопленных к настоящему времени экспериментальных данных позволяет делать выводы и найти определенные закономерности в детерминации количественных признаков у мягкой пшеницы. А именно, исходя из выявленного сходного влияния на количественные признаки гомеологических хромосом, т. е. относящихся к одной и той же группе сцепления, можно с уверенностью прогнозировать успешность применения ДНК-маркеров для маркирования количественных признаков, влияющих на структуру колоса растения пшеницы, а следовательно, и на урожай. Это определяет перспективы применения методов молекулярной биологии в селекции, если

будет решен вопрос о значительном удешевлении выполняемых процедур. Данное заключение совпадает с мнением C.N. Law et al. [1987], полагавшими, что дальнейший прогресс в применении методов анеуплоидного генетического анализа будет связан с их использованием в сочетании с энзимами, запасными белками и молекулярно-биологическими методами. Выявленные сходное влияние на выраженность количественных признаков гомеологических хромосом важно в свете развития идей о детерминации количественных признаков генами, расположенными на гомеологических хромосомах, сходным образом.

1.8.2. Первая группа сцепления

Для проведения работ по сравнительно-генетическому изучению пшениц и эгилопсов наиболее удобны хромосомы 1-й группы сцепления, а также хромосома 5A, в которых к настоящему времени локализовано более всего (в пересчете на хромосому) функциональных генов.

Результаты изучения совместного наследования признаков “черный цвет колоса”, “опушение колосковой чешуи”, “глюкозофосфатизомеразы” у ди-, тетра- и гексаплоидных пшениц можно суммировать следующим образом (см. разд. 1.1):

к-33869 *T. urartu* × Ig 116196 *T. urartu* Bg – (13,11 ± 5,81 %) – *Gpi-1*

к-20741 *T. boeoticum* × PI 306547 *T. monococcum* Hg – (18,52 ± 6,63 %) – *Gpi-1*

PI 41887 *T. sinskajae* × PI 13962 *T. monococcum* Hg – (0 %) – Bg.

При изучении наследования признака “опушение колосковых чешуй” у *Ae. speltoides* были скрещены два растения из образца к-1595, контрастные по изучаемым признакам: GPI (глюкозофосфатизомеразы), остистости и опушению колоса. Для получения F₂ гибридов были взяты три растения F₁ гибридов, два из которых переопылялись между собой, а третье самоопылялось. В полученных трех потомствах F₂ гибридов подсчитывали соотношение фенотипов по изучаемым признакам (табл. 1.59). Расщепление по глюкозофосфатизомеразе, остистости и опушению колоса соответствовало моногенному.

Расщепление во всех изученных парах признаков соответствует независимому, однако в самоопыленном потомстве 3 наблюдается недостаток потомков с неопушенным колосом (см. табл. 1.59) и избыток безостых (см. табл. 1.13). Нельзя исключить, что контролирующие эти признаки гены находятся в одной хромосоме на расстоянии около 50 % рекомбинации, но между ними находится ген, вызывающий отклонения в наблюдаемом расщеплении от теоретически ожидаемых результатов. Расщепление в трех потомствах F₂ гибридов достоверно не отличалось от независимого. Вычисленное значение вероятности не позволяет сделать вывод о сцеплении между генами. Однако полученные данные не исключают слабого сцепления (коэффициент рекомбинации около 45 %). В будущем только увеличение объема анализируемой выборки либо использование молекулярных маркеров, вероятно, позволит более определенно решить этот вопрос. Поскольку *Ae. speltoides* является возможным донором геномов G и B,

Таблица 1.59

Расщепление по локусам *Gpi-1*, *Hg* и *Vrn* в потомствах F_2 у *Ae. speltoides*
(по: [Гончаров Н.П., Коновалов А.А., 1996])

Потом- ство	Фенотип			Всего растений	χ^2		
					1-й ген	2-й ген	для незави- симого на- следования
					1:2:1	3:1	
	$\frac{FF}{Hg:hg}$	$\frac{FS}{Hg:hg}$	$\frac{SS^{1*}}{Hg:hg^{2*}}$				
1 × 2	46 : 18	99 : 29	35 : 14	241	2,80	0,01	3,82
2 × 1	53 : 12	73 : 24	41 : 11	214	3,45	1,05	5,65
3 × 3	26 : 4	56 : 14	39 : 5	144	2,83	6,09*	10,89 ^{4*}
	$\frac{FF}{Vrn : vrn}$	$\frac{FS}{Vrn : vrn}$	$\frac{SS^{1*}}{Vrn : vrn^{2*}}$		1:2:1	15:1	
3 × 3	23 : 2	62 : 4	36 : 0	127	2,10	0,42	2,64
	$\frac{Hg}{Vrn : vrn}$		$\frac{hg^{1*}}{Vrn : vrn^{2*}}$		3:1	3:1	
3 × 3	100 : 5		21 : 1	127	3,99 ^{3*}	0,42	0,00

Примечание: ^{1*} – фенотипические классы по первому гену; ^{2*} – фенотипические классы по второму гену; ^{3*} – $P < 0,05$; ^{4*} – подсчитано методом смещенных оценок.

можно было ожидать, что гены, изученные в данном эксперименте, также относятся к первой группе сцепления. Поэтому при анализе совместного наследования признаков (см. табл. 1.59) наибольший интерес представляет пара генов *Gpi-1-Hg*, так как известно, что у мягкой пшеницы они локализованы в одном плече хромосомы 1A [McIntosh R.A., Bennett F.G.A., 1978; Chojeski A.J.S., Gale M.D., 1982]. Эта гипотеза подкрепляется тем, что в линиях сорта мягкой пшеницы Chinese Spring, дополненных хромосомами диплоидного вида *Ae. searsii*, показана локализация гена *Gpi-1* в хромосоме 1S [Pietro M.E. et al., 1988]. Отклонения от моногенного расщепления по генам *Hg* и *awl* в самоопыленном потомстве 3 позволяют предположить, что они находятся в одной хромосоме. Было бы интересно интрогрессировать данный рецессивный ген в геном пшениц, так как в пределах трибы рецессивные гены безостости описаны только у ячменя [Engledow F.L., 1924] и *T. aethiopicum* [Вавилов Н.И., 19316]. Ген, обозначенный как *lk2*, позднее был локализован в хромосоме 1Н ячменя [Nilan R.A., 1964], в то время как ген *Gpi-1* – в хромосоме 5Н [Sogaard B., von Wettstein-Khowles P., 1987].

Неопушенные (А–Б) и опушенный (В) колосья тетраплоидных видов пшениц представлены на рис. 1.56. Гены, контролирующие признак “опушение колоса” у всех изученных образцов тетраплоидных видов пшениц, аллельны (см. табл. 1.9). В табл. 1.60 приведены результаты сравнительного изучения совместного наследования опушения колосковой чешуи и



Рис. 1.56. Окраска и опушение колоса у тетраплоидных пшениц:

А – белый неопушенный остистый, Б – белый неопушенный безостый, В – черный опушенный остистый.

черного цвета колоса у двух линий полбы с использованием в качестве второго родителя образцов *T. durum* и *T. carthlicum*. Для гибридной комбинации Black Winter Emmer на tetraThatcher и BS1E на к-13836 *T. carthlicum* показан моногенный контроль (см. табл. 1.60). В комбинации tetraPrelude на Cypress также получен моногенный контроль признака: 53 растения с черным цветом колоса к 20 растениям с белым ($\chi^2_{3:1} = 0,22$). Изучение гибридной комбинации Black Winter Emmer на tetraPrelude позволило сделать заключение об аллельности двух пар генов, контролирующих и черную окраску колоса, и опушение колосковой чешуи у тетра- и гекса-

чение гибридной комбинации Black Winter Emmer на tetraPrelude позволило сделать заключение об аллельности двух пар генов, контролирующих и черную окраску колоса, и опушение колосковой чешуи у тетра- и гекса-

Таблица 1.60

Результаты определения совместного наследования для генов *Bg* и *Hg* у тетраплоидных видов пшениц

Пары генов	Комбинация скрещивания	
	Black Winter Emmer <i>T. dicoccum</i> × Cypress	BS1E × к-13836 <i>T. carthlicum</i>
<i>Bg Hg</i>	46	34
<i>Bg hg</i>	1	0
<i>bg Hg</i>	1	5
<i>bg hg</i>	14	13
Расстояние между генами	$3,32 \pm 2,3$ % рекомбинации	$9,41 \pm 4,3$ % рекомбинации
$\chi^2_{\text{для гена А}}$	0,02	2,56
$\chi^2_{\text{для гена В}}$	0,02	0
$\chi^2_{\text{для независимого наследования}}$	51,57*	32,74*

Примечание. * – $P < 0,0001$.

плоидных пшениц. Использование формы tetraThatcher позволило определить расстояние между генами *Bg* и *Hg* у Black Winter Emmer. Оно равно $3,43 \pm 0,24$ % рекомбинации.

Отсутствие полиморфизма по *Gpi-A1*, т. е. геному А, у тетра- и гексаплоидных пшениц (за исключением *T. dicoccoides*) не позволяет нам использовать этот изофермент в качестве маркера. Признак “опушение колоса” у твердой пшеницы относительно молекулярных маркеров картирован A. Blanco et al. [1998]. В геноме В тетра- и гексаплоидных и в геноме D гексаплоидных пшениц образцы с опушением колоса не обнаружены. В большинстве работ на мягкой пшенице также показан моногенный контроль признака “опушенный колос”. Контролирующий его ген локализован в коротком плече хромосомы 1A [McIntosh R.A., Bennett F.G.A., 1978]. Только в единичных работах встречается предположение о дигенном контроле признака [Howard A., Howard G.L., 1912; Гуляева З.Б., 1984]. В последней работе второй ген *L*, влияющий на проявление признака, локализован в хромосоме 1D. Таким образом, к настоящему времени не описан ген, контролирующий опушение колосковой чешуи, только в геноме В возделываемых видов пшениц. Задача состоит в том, чтобы интрогрессировать его из *Ae. speltooides*.

Ниже, в разделе 3.2, нами будет рассмотрена возможность использования интрогрессированного из ржи гена *Gpi-R1* и будут представлены суммарные результаты изучения совместного наследования генов, относящихся к 1-й группе сцепления у гексаплоидных видов пшениц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 1. АЛЛЕЛЬНОСТЬ ГЕНОВ И ГОМОЛОГИЯ ГРУПП СЦЕПЛЕНИЯ ДИКИХ И КУЛЬТУРНЫХ ПШЕНИЦ

Изучение аллельности генов важно для определения гомологий, поиска конструкций для интрогрессии новых генов и(или) их аллелей из видов-сородичей в возделываемые виды пшениц и для определения стратегии проведения интрогрессивной гибридизации. Изучение аллельности генов диких и возделываемых видов пшениц важно также и для филогенетических построений. Суммарные результаты по определению аллельности генов, контролирующих морфологические признаки у изученных видов пшениц и эгилопсов, представлены в табл. 1.61. В некоторых случаях нами определены группы сцепления, ряд генов картированы или для них выполнена хромосомная локализация.

В генетических исследованиях пшеницы наметились тенденции к их расширению по двум основным направлениям:

1) увеличение полиморфизма мягкой пшеницы за счет интрогрессии генов и признаков из видов-сородичей [Калинина Н.П. и др., 1977; Даво-ян Р.О., Жиров Е.Г., 1995; Davoyan R.O., Ternovskaya T.K., 1996; Лапочкина И.Ф. и др., 1996; Leonova I.N et al., 2011];

2) широкое использование биохимических [Терновская Т.К., Анто-нюк М.З., 1996; Драгович А.Ю., 2008; Брежнева Т.А. и др., 2010] и ДНКовых [Корзун В.Н., Картель Н.А., 1996; Naque M.A., 2011, 2012] маркеров.

Таблица 1.61

**Суммарные результаты определения аллельности генов,
контролирующих морфологические признаки у пшениц и эгилопсов
(по: [Гончаров Н.П., 2002], с добавлением)**

Вид	Признак, ген	Группа сцепления
	Безостость	
Гексаплоиды	<i>B1, B2, Hd, Hd2</i>	5A, 6B, 4A, ?
Тетраплоиды	<i>B1, awl</i>	5A, 3B
<i>Ae. aucheri</i>	<i>awl</i>	3S?
<i>T. sinskajae</i>	<i>awnS</i>	5A?
	Опушение колоса	
Гексаплоиды	<i>Hg</i>	1A
Тетраплоиды	То же	1A
Диплоиды	»	1A
<i>Ae. speltoides</i>	<i>Hg2</i>	?
	Компактность и компактоидность колоса	
Гексаплоиды	<i>C, C2</i>	2D, ?
Тетраплоиды	<i>sc1, sc2</i>	?
<i>T. sinskajae</i>	<i>sc1?</i>	?
<i>Ae. squarrosa</i>	<i>C?</i>	2D?
Гекса- и тетраплоиды	<i>Cp1</i>	5A
	Безвосковость	
Гексаплоиды	<i>W2^I, w1</i>	2D, 2B
Тетраплоиды	<i>W1^I, w1</i>	2B, 2B
<i>T. monococcum</i>	<i>W3^I</i>	2A?
	Тип развития	
Гексаплоиды	<i>Vrn1...Vrn4 (Vrn-1, Vrn-4)</i>	5A, 5B, 5D, 5DL
Тетраплоиды	<i>Vrn1, Vrn2, VrnT</i>	5A, 5B, ?
Диплоиды	<i>Vrn-1, Vrn-2</i>	5A, 4A
	Спельтоидность	
<i>T. spelta, T. macha</i>	<i>Q</i>	5A
<i>Ae. speltoides</i>	<i>Q2</i>	5S
	Безлигульность	
Гексаплоиды	<i>lg1 lg2</i>	2A, 2B
Тетраплоиды	<i>lg1 lg2</i>	2A, 2B
<i>Ae. squarrosa</i>	<i>lg3</i>	?
	Опушение узла стебля	
Гексаплоиды	<i>Hn</i>	5A
Тетраплоиды	То же	5A
Диплоиды	»	5A
	“Персикоидность” (четырёхостость)	
<i>T. petropavlovskiyi</i>	<i>ta*</i>	5A?
<i>T. carthlicum</i>	<i>ta*</i>	5A

* – символ *ta* – (от *tetraristatus* – четырехостый) был предложен П.А. Гандиляном [1972в]. Правда автор полагал, что признак “четырёхостость” – доминантный. Недавно ген *ta* был локализован в хромосоме 5A у *T. carthlicum* [Naque et al., 2011].

Однако, как видно из представленных в данной главе результатов, изучение генетики видов-доноров элементарных геномов пшениц показало наличие у них высокого уровня полиморфизма не только по генам устойчивости к болезням и вредителям, но и по самым разным признакам. Поэтому в настоящее время очень актуальной проблемой является как задача сбора, сохранения и изучения, так и проблема переноса части генов видов-сородичей в генофонд культурных видов, потерявших широкий полиморфизм в процессе селекции и многовекового возделывания.

После проведения любого всестороннего изучения материала основная цель – целенаправленная передача желательных признаков в интересующий исследователей материал. Родственные виды, как правило, не могут быть непосредственно использованы в качестве доноров при проведении синтетической селекции растений [Зарубайло Т.Я., 1976]. Передача интересующих признаков возможна только посредством интрогрессивной гибридизации через беккроссы. Однако ничего не мешает их использованию в качестве таковых в генетических и методических исследованиях.

Следовательно, выполненное сравнительно-генетическое изучение полиморфизма видов-сородичей культурных видов пшениц актуально в двух аспектах:

- 1) поиск “отсутствующих” в геномах возделываемых видов пшениц функциональных генов;
- 2) определение стратегии проведения интрогрессивной гибридизации с целью передачи генов видов-сородичей в возделываемые виды для расширения биоразнообразия последних.

Выполненное нами исследование позволяет сделать заключение, что идентификация генотипов сортов и линий возделываемых видов пшениц различного эколого-географического происхождения будет способствовать цели более широкого вовлечения их полиморфизма для увеличения пула генов, доступного широкому кругу исследователей.



СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА ТИПА И СКОРОСТИ РАЗВИТИЯ

Первым делом необходимо исправить названия. Если названия неправильны, то и речь не соответствует истинному смыслу, ...то и дела не могут идти успешно.

Конфуций

У многих видов культурных и дикорастущих травянистых растений умеренного климатического пояса имеются яровые (криофобные) и озимые (криофильные) формы, возникшие как результат адаптации к условиям произрастания. Яровые растения проходят весь цикл развития в течение одного лета. Растения, которые до осени не переходят к генеративному развитию без предварительного воздействия низкой температурой (рис. 2.1), называются озимыми. Озимость определяется как потребность растений на определенном этапе онтогенеза в воздействии низкой температурой, без которого озимое растение в естественных условиях не может переходить¹ к генеративному развитию (рис. 2.2). Потребность в яровизации также является механизмом, обеспечивающим растениям умеренного климатического пояса перезимовку вследствие задержки их в состоянии укороченных побегов до начала зимы и последующее развитие вегетативных и генеративных органов при наступлении благоприятного весенне-летнего периода [Гупало П.И., Скрипчинский В.В., 1971]. Вопрос об эволюции озимости–яровости дискусионен. По мнению А.Л. Тахтаджяна [1980], покрытосеменные растения возникли в середине мелового периода в тропической зоне, поэтому они должны быть яровыми. Другие исследователи считают первичным озимый тип развития [Регель Р.Э., 1922].

Среди сельскохозяйственных культур виды, имеющие озимые и яровые формы, составляют значительную группу. К их числу относятся и пшеницы, которые исследователями разделяются на озимые и яровые, а также двуручки [Стельмах А.Ф., 19816; Генотипы..., 1985; Беспалова Л.А. и др., 2010; Fruwirth C., 1918; Enomoto N., 1929].

Деление гексаплоидных пшениц на яровые и озимые формы послужило С. Linnaeus [1753] классификационным признаком, и он отнес их к

¹ Точнее заканчивать генеративное развитие, так как изредка при благоприятных условиях озимые растения осенью могут начинать генеративное развитие (выходить в трубку).

Рис. 2.1. Озимое растение (на переднем плане).

разным видам – *T. aestivum* (яровые) и *T. hybernum* L. (озимые). D. Villars [1787] также придерживался деления мягкой пшеницы на два вида *T. vulgare* Vill. (яровые) и *T. touzella* Vill. (озимые). G.B.A. Lamarck [1778] и N.T. Host [1805] объединили их в один вид *T. sativum* Lam. и *T. vulgare* Vill. соответственно. С тех пор они всегда рассматриваются как представители одного вида.

В XIX в. исследователей интересовала проблема возможности взаимного превращения этих форм. Большинство из них он решался положительно [Осипов Н., Ушаков С., 1812а,б; Щеглов Н., 1828; Дарвин Ч., 1951; Габерленд Ф., 1880]. Вместе с тем встал вопрос, чем отличаются озимые формы от яровых?

А.И. Стебут [1916] считал, что озимые должны некоторое время находиться в анабиозе, т. е. им необходим период покоя, который они при осеннем посеве проходят зимой. При весеннем посеве они не могут его пройти, так как все время растут и поэтому не могут плодоносить. F. Körnike [1885] шире определил эти требования – “кажется, что истинные озимые требуют несколько более продолжительной паузы для образования соломы (стеблей), но и определенно низкой температуры в этот период” (с. 167). Н. Wanser [1922] считал, что “фотопериодизм есть ключ к различению яровых и озимых пшениц” (с. 314). Наконец, G. Gassner [1918] предположил у озимых наличие “потребности в холоде, без удовлетворения которой они не способны выколашиваться”. В его экспериментах яровая рожь при весеннем посеве выколашивалась вне зависимости от температурных условий проращивания, озимая же образовывала колосья лишь в том случае, если при проращивании зерновки или проростки в начале развития подвергалась воздействию невысокими положительными температурами. “Метод холодного проращивания” Гасснера был лишен количественной характеристики, и поэтому во многих последующих экспериментах других авторов не дал положительных результатов и был подвергнут сомнению (см., например, работу [Максимов А.А., Пояркова А.И., 1924/1925]). И только четко выполненные эксперименты И.М. Толмачева



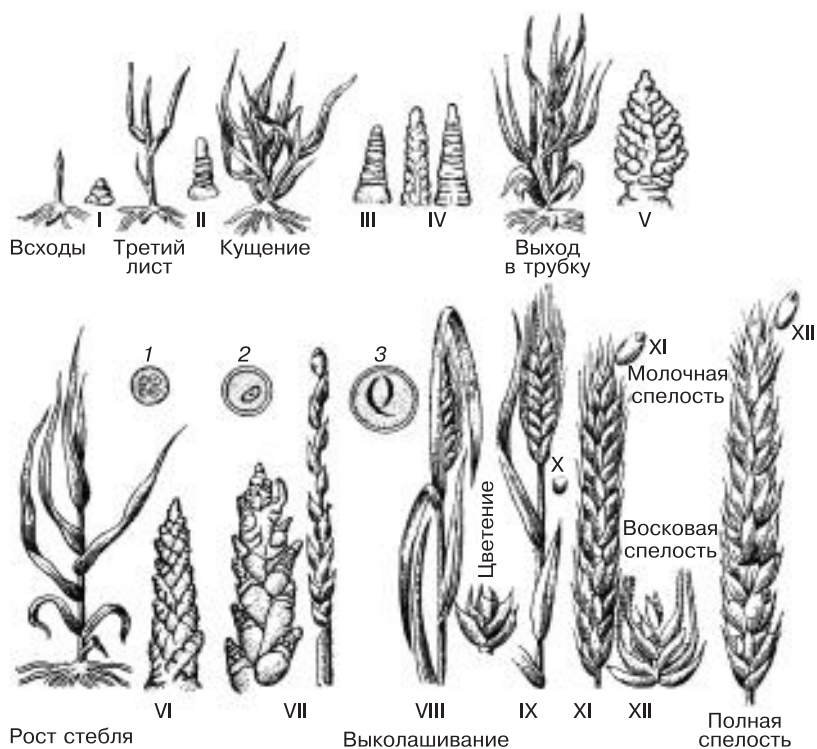


Рис. 2.2. Фазы развития и этапы органогенеза (I–XII) озимой пшеницы (по: [Куперман Ф.М., 1984]).

I – недифференцированный конус нарастания, II – дифференциация зачаточного стебля на узлы и междоузлия (начало формирования влагалищ стеблевых листьев); III – сегментация нижней части конуса нарастания и формирование зачаточных кроющих листьев (брактей); IV – начало формирования колосковых бугорков; V – формирование цветков в колосках; VI – формирование пыльников (микроспорогенез) и пестиков (мегаспорогенез); VII – формирование половых клеток (гаметофитогенез), рост члеников колосового стержня, покровных органов колосков и цветков; VIII – выколашивание; IX – цветение, оплодотворение, образование зиготы (зиготогенез); X – формирование зерновок; XI – молочная спелость (накопление питательных веществ); XII – восковая спелость (перевод питательных веществ в запасные) и созревание семян; 1, 2, 3 – последовательное созревание пыльцы.

[1929], Т.Д. Лысенко [1932], Д.А. Долгушина [1935], F.G. Gregori и O.N. Purvis [1933, 1935] подтвердили правоту Г. Гасснера.

В настоящее время нет единой точки зрения о вероятных механизмах регуляции перехода из вегетативного состояния в генеративное у растений, различающихся по типу развития [Trevaskis B. et al., 2007], поэтому мы не будем их подробно рассматривать. Приведем ниже из многих гипотетических схем такого контроля три (рис. 2.3, А, Б; 2.4), развивающие идеи Д. Боннера [1967] о существовании у растений сети генов-переключателей индивидуального развития. Интересно, что они повторяют схемы, предложенные Т.Д. Лысенко с сотрудниками, только на другом уровне

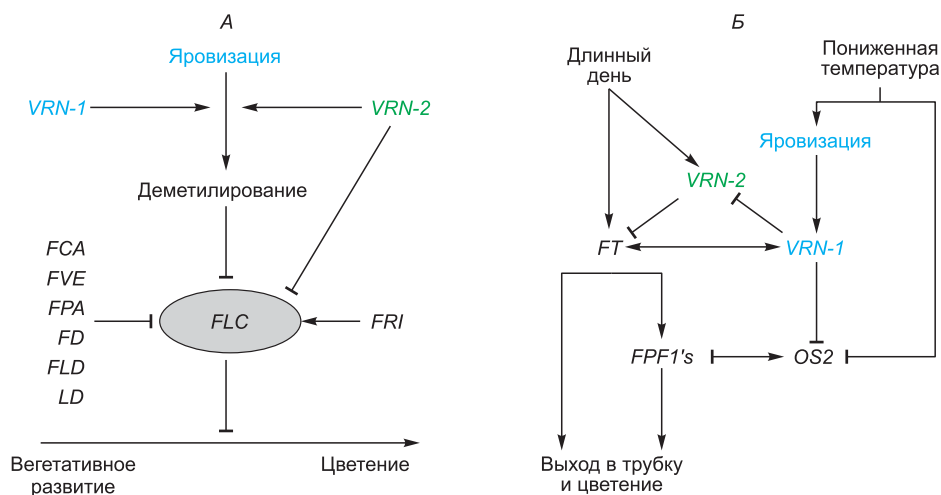


Рис. 2.3. Контроль цветения у пшеницы (А – по: [Sheldon C.C. et al., 2000]; Б – по: [Greenup A.G. et al., 2010]).

(с указанием возможных генов-кандидатов, которые могут контролировать тот или иной процесс). Более того, и при современном уровне наших знаний, так же как это было во времена С. Linnaeus, об озимости мы судим по тому факту, что растения при весеннем посеве в течение лета не дают колошения, а о яровости – по тому, что они в этих же условиях выкола-

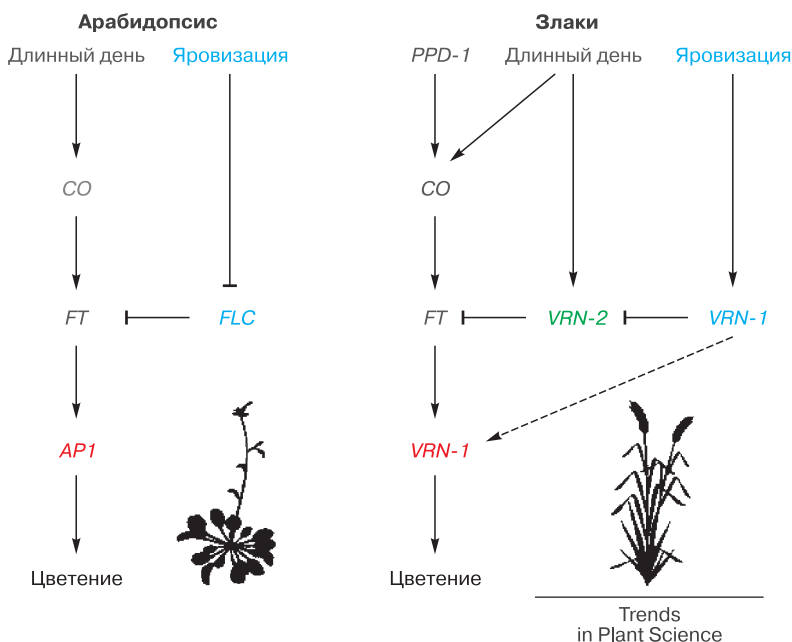


Рис. 2.4. Контроль цветения у пшеницы и арабидопсиса (по: [Trevaskis B. et al., 2007]).

шиваются. Такое определение можно было встретить в работах позапрошлого века [Габерланд Ф., 1880], прошлого [Стебут А.И., 1916; Федоров А.К., Чельцова Л.П., 1990] и современных [Danyluk J. et al., 2003; Streck N.A. et al., 2003; Goncharov N.P., 2004]. Характерно, что если тронувшиеся в рост семена озимого растения подвергнуть яровизации и посеять их весной, то различий в развитии таких растений и настоящих яровых при этом установить нельзя – и те, и другие нормально колосятся и плодоносят.

2.1. ЯРОВИЗАЦИЯ

Термин “яровизация” был введен в научный обиход в 1929 г. Причем сначала он появился в прессе в СССР, а затем перекочевал в научные работы, поэтому для того, чтобы отследить его обнародование, нужны специальные исследования. Исторически сложилось так, что по-английски признак “яровость–озимость” получил название “response to vernalisation” – “отзывчивость (реакция) на яровизацию” вместо “growth habit (Spring vs. Winter)”. Впервые такое неточное обозначение признака было дано А.Т. Pugsley [1971, 1972], полагавшим, что рецессивные гены *vrn* контролируют реакцию на яровизацию озимых сортов. Эта типичная логическая подмена – *host hoc, ergo propter hoc* (после этого, значит, вследствие этого) – в настоящее время очень сильно затрудняет понимание и изучение сути процессов (см., например, B. Trevaskis et al. [2007])². Под этим названием признак вошел в “Catalogue of gene symbols for wheat” [McIntosh R.A., 1973] и поныне сохранил свое неточное название [McIntosh R.A. et al., 2008–2011]. При этом за другим признаком “отзывчивость (реакция) на яровизацию”, но уже озимых, а не яровых сортов, сохранился тот же самый термин “response to vernalisation”³. У озимой мягкой пшеницы выявлено как минимум два гена, не являющихся генами системы *Vrn* и характеризующихся неодинаковой экспрессивностью, которые и контролируют различия ее форм по продолжительности яровизации [Gotoh T., 1980; Булавка Н.В., 1984; Стельмах А.Ф., Золотова Н.А., 1993]. Для обозначения этих генов был предложен символ *Vrd* (от англ. vernalization requirement duration) [Stelmakh A. et al., 2005], чтобы хоть как-то формализовать признак, так как большой разницы между “response” и “requirement” нет. Характер генетического контроля признака см. ниже (с. 146–147).

Другой момент, так как адекватное описание сути явления связано с именем Т.Д. Лысенко и его школы, а широкой публикой и исследователями связывается еще и с агроприемом под тем же названием “яровизация”

² При наличии у арабидопсиса озимых форм признак “реакция на яровизацию” не изучен, поэтому, как и у пшеницы, изучаются только поздние яровые, отзывающиеся на яровизацию формы [Henderson I.R. et al., 2003]. Насколько процессы яровизации поздних яровых соответствуют таковым у озимых в настоящее время не известно.

³ В 1933 г. R.O. White, C.S. Hudsins [1933] адекватно перевели термин “яровизация” как “vernalization” (от лат. *ver* – весна).

(предпосевная яровизация), работы по его физиологии в СССР были практически прекращены⁴, а генетическим изучением признака интенсивно занимались только на Украине [Булавка Н.В., 1984; Файт В.И., 2006а,б; Файт В.И. и др., 2007; Stelmakh A. et al., 2005].

Работая с озимыми хлебными злаками, Т.Д. Лысенко с сотрудниками показали, что озимые сорта пшеницы, ржи и овса могут быстро переходить к колошению лишь в том случае, если в начале своего развития проросшие зерновки или молодые растения были выдержаны определенное время в условиях низкой температуры (как правило, при 0...+2 °С) [Лысенко Т.Д., 1928; и др.]. Это время оказалось строго сортовым признаком и было названо “степенью озимости”, а само явление – “стадией озимости” [Лысенко Т.Д., 1952]. Позже было установлено, что яровизация может проходить и при других параметрах температуры. Однако данные об изменении скорости яровизации озимой пшеницы при различных температурных условиях до сих пор малочисленны и противоречивы. Известно, что яровизация по различному протекает не только при разных температурах, но и при различных фотопериодах [Brooking I.R., Jamieson P.D., 2002].

И.А. Костюченко и Т.Я. Зарубайло [1935, 1936, 1937а,б; Kostjuchenko I.A., Zarubailo T.Ja., 1937] обнаружили, что озимая пшеница может яровизироваться в фазе молочной спелости на материнском растении (на корню). Сохранение преформированной мРНК в сухих семенах косвенно подтверждает возможность этого [Дюр Л.С., 1982]. В сухих семенах процесс яровизации не идет, т. е. для его инициирования необходимо вывести зародыш из состояния покоя. Это было показано А.А. Агиняном [1958] и рядом других исследователей, экспериментировавших с яровизацией зародышей разного возраста.

Природа физиологических процессов, проходящих при яровизации неясна. Предполагается, что яровизация передается от одной клетки к другой при их делении через самореплицирующиеся органеллы цитоплазмы путем активации определенных генов [Уоринг Ф., Филипс И., 1984]. При этом потребность в низкой температуре относительна: озимые растения способны выколашиваться без воздействия холодом при условии длительного вегетирования, как правило, превышающего продолжительность вегетационного периода в естественных условиях, или под воздействием интенсивного освещения [Мошков Б.С., 1985, 1987; Чайлахян М.Х., 1988]. Однако в наших экспериментах ряд образцов *Ae. squarrosa* L. не выколашивался и после полутора лет непрерывного выращивания [Гончаров Н.П., Чикида Н.Н., 1995].

Эффект яровизации можно усилить путем обработки проростков либо наклюнувшихся семян стимуляторами роста: ауксином, гиббереллином, кинетином или их производными [Кефели В.И., 1984; Pogna N.E., 1979].

⁴ В России занимались только физиологией морозоустойчивости [Ригин Б.В., Барашкова Э.А., 1984] и в МГУ какое-то время продолжались интереснейшие работы по так называемой “морфофизиологии растений” [Куперман Ф.М. и др., 1982; Куперман Ф.М., 1984; Ежова Т.П., Склярова О.А., 2001].

Изучение экспрессии структурных генов при яровизации у пшеницы показало, что она не вызывает дифференциальную репликацию ДНК, а только обуславливает появление новых типов мРНК [Лобов В.П., Даскалюк А.П., 1987]. После воздействия яровизирующими температурами качественные и количественные изменения в экспрессии генома ярового сорта проявляются раньше, чем у озимого. Однако после 60 суток яровизации мРНК озимого сорта Мироновская 808 и ярового Мироновская яровая не различаются по сложности [Даскалюк А.П., Лобов В.П., 1985а,б]. В то же время озимые и яровые формы пшеницы могут различаться по активности ингибиторов протеиназ отдельных фракций хроматина [Иванова Э.А., Давлетова Р.Г., 1984]. Четкие же результаты получены только по количественной регуляции и накоплению белков при яровизации [Даскалюк А.П. и др., 1988].

Б.С. Мошков [1985, 1987] видит отличие яровых растений пшеницы от озимых в том, что последние имеют более продолжительный ювенильный период. Ростовые процессы и репродуктивное формирование конуса нарастания у растений поздних озимых сортов происходят при более высокой температуре, чем у растений ранних яровых сортов. Он также считает, что продолжительность выращивания, эквивалентная по затратам времени яровизации, в сумме дает одинаковую продолжительность вегетационного периода озимого растения. На поздних яровых сортах, по его мнению, это выглядит еще контрастнее. Гипотеза Мошкова может быть доказана, возможно, только после обнаружения продукта(-ов) яровизации и измерения их количественного изменения в процессе яровизации.

Стадия яровизации присуща не только видам растений, эволюция которых была связана с перезимовкой. Существует мало исследованный феномен “яровизации” высокими положительными температурами (две-три недели при температурах около +30 °C), действие которых на семена или зерновки растений субтропических культур – сои, хлопчатника, проса сходно с яровизацией растений, имеющих потребность в холоде [Либберт Э., 1976].

Д. Боннер [1967], основываясь на тотипотентности клеток, выдвигал гипотезу о сети генов-переключателей, но она не разработана, фермент-переключатель не найден. Не прояснило ситуацию и изучение мРНК у яровизированных и неяровизированных растений [Даскалюк А.П. и др., 1988; Даскалюк А.П., Лобов В.П., 1985а,б]. М.Х. Чайлахян [1964; 1988] предпринял попытку объяснить возможные механизмы регуляции с помощью гормональной теории. Представления о внутренних физиологических механизмах, связанные с действием гиббереллинов хотя и объясняют некоторые явления, но все же не дают полной ясной картины. Не оправдали возложенных на них надежд и цитокинины [Ponga N.E., 1979].

2.1.1. Наследование реакции на яровизацию у озимых сортов

Развитие большинства озимых сортов пшеницы сохраняется после воздействия низкими положительными температурами, и после такого воздействия они переходят от вегетативного развития к генеративному.

Сорта озимой пшеницы различаются по требовательности к продолжительности такого воздействия (яровизации) [Булавка Н.В., 1989; Долгушин Д.А., 1935; Gotoh T., 1977; Davidson J.L. et al., 1985]. Впервые характер наследования требовательности в яровизации был изучен у диплоидной культуры – ячменя, обладающего доминантным геном озимого типа развития – *Sh2* [Takahashi R., Yasuda S., 1956]. Согласно этому сообщению, градация сортов по требовательности к яровизации определяется множественным аллелизмом локуса *Sh2* – *Sh2*¹–*Sh2*^{vi}. Следуя идее R. Takahashi, S. Yasuda [1956] для объяснения подобного феномена у пшеницы, А.Т. Puglsey [1963] предположил существование множественного аллелизма рецессивных генов *vrn*. Т. Gotoh [1980] показал, что меньшая длительность яровизации доминирует над большей и контролируется двумя парами генов *Aa* и *Bb*. Доминантный и рецессивный гены локуса *A* определяют у сортов длительность яровизации соответственно в 20 и 40 дней, гены локуса *B* – 40 и 60 дней. Автор считает, что сорта, длительность яровизации которых составляет 20 дней, имеют генотип *AA BB*, 35–40 дней – генотип *aa BB* и 60–65 дней – генотип *aa bb*.

Н.В. Булавка [1984] изучила наследование признака “реакция на яровизацию” у озимых сортов Мироновская 264 (длительность яровизации 70 дней) и Полесская 70 (длительность яровизации 30 дней). Все растения *F*₂ гибридов и родительских сортов в ее опыте яровизировали в течение 30 дней. Фактическое расщепление в *F*₂ гибридов на выколосившиеся и невыколосившиеся растения было близко к теоретически ожидаемым – 11:5 и 10:6. На основании экспериментов генотипы сортов Полесская 70 и Мироновская 264 соответственно были обозначены как *A₁A₁ A₂A₂* и *a₁a₁ a₂a₂*. При этом предполагалась более слабая экспрессивность гена *A₂* [Булавка Н.В., 1984, 1989]. А.Ф. Стельмах, Н.А. Золотова [1993] подтвердили результаты Т. Gotoh [1980] и Н.В. Булавки [1984, 1989] о доминировании у растений *F*₁ гибридов короткого периода яровизации и о возможности контроля различий по длине реакции на яровизацию двумя парами неаллельных генов. Гены были обозначены *Vrd1* и *Vrd2*, при этом ген *Vrd1* был локализован в хромосоме 4A, ген *Vrd2* – в 5D [Файт В.И. и др., 2007]. Сообщается также о возможном существовании третьего доминантного гена, участвующего в контроле различий по продолжительности яровизации озимой пшеницы [Файт В.И., 2006а; Файт В.И. и др., 2007] с локализацией его в одной из хромосом 1A, 6A или 4B [Файт В.И. и др., 2007]. Ген *Vrd1* обуславливает колошение растений озимой пшеницы после яровизации 20–35 дней, *Vrd2* – 40–45 дней. Растения, имеющие генотипы с наличием только рецессивных аллелей обоих генов, выколашиваются только после яровизации продолжительностью в 50–60 дней [Файт В.И., 2003].

Имеются сообщения о связи хромосом 3-й [Zemetra R.S. et al., 1986; Miura H., Worland A.J., 1994] и 6-й [Worland A.J., Law C.N., 1986] гомеологических групп с контролем реакции на яровизацию. Однако так как эти работы выполнены только с использованием метода замещенных линий, необходима проверка данной гипотезы с использованием гибридологического анализа.

Определение числа генов, контролирующих тип развития у мягкой пшеницы. Начало изучению наследования типа развития у мягкой пшеницы положил W.J. Spilman [1909]. Ph.H. Stoll [1910] первым обнаружил доминирование яровости над озимостью. Затем появилось большое число работ, подтверждающих это наблюдение. G.A. Olson et al. [1920] обнаружили моногенное наследование; G. Nilsson-Leissner [1925], Н.И. Вавилов и Е.С. Кузнецова [1921], а также O.S. Aamodt [1923] моно- и дигенное; Н.Р. Cooper [1923], K.S. Quisenberry [1931] и G. Stewart [1931] – дигенное; E.F. Gaines, Н.Р. Singleton [1926], E.F. Gains, [1928] и L.R. Powers [1934] – тригенное наследование типа развития.

Å. Åkerman, J. MacKey [1949], проанализировав значительное число гибридов, сообщили, что яровой тип развития контролируется одним, двумя и редко тремя доминантными генами, а озимый – рецессивными аллелями этих локусов. Доминантный ген сорта Kolben они обозначили S_k , а сорта Schlandstedt – S_s . K. Tsunewaki, B.S. Jenkins [1961] и K. Tsunewaki [1962, 1966a] также предположили существование трех неаллельных генов – $Sg1$, $Sg2$ и $Sg3$ (от англ. *spring growth*). Из них гены $Sg1$ и $Sg2$ имеют три аллельных состояния, $Sg3$ – два. Согласно их гипотезе, доминантные гены $Sg1$ и $Sg2$ контролировали яровой тип развития, в то время как доминантный ген $Sg3$ обуславливал озимый тип развития. Доминантные гены $Sg1$ и $Sg2$ доминировали над $Sg3$.

A.T. Pugsley [1971] пришел к заключению о существовании трех доминантных генов, контролирующих яровой тип развития, каждый из которых эпистатичен к генам, контролирующим озимый тип развития. Он обозначил их как $Vrn1$, $Vrn2$, $Vrn3$ (от англ. *response to vernalization*), причем $Vrn1$ соответствовал S_k , $Vrn2$ – S_s , а $Vrn3$ – описанному у сорта Chinese Spring гену $Sg1$. В следующем году A.T. Pugsley [1972] обнаружил у сорта Gabo еще один доминантный ген, который был описан в “Каталоге символов генов пшеницы” как $Vrn4$ [McIntosh R.A., 1973]. По гипотезе A.T. Pugsley, яровость определяется наличием любого доминантного гена Vrn либо любым их сочетанием, а озимость – рецессивными аллелями всех четырех локусов – $vrn1vrn1 vrn2vrn2 vrn3vrn3 vrn4vrn4$.

Создав изогенные по доминантным генам Vrn линии на сорте Triple Dirk, A.T. Pugsley заложил основу для развертывания работ по геногеографии признака у гексаплоидных видов пшениц. Донором доминантных генов Vrn для изогенных линий Triple Dirk D (генотип по генам $Vrn - Vrn1Vrn1 vrn2vrn2 vrn3vrn3 vrn4vrn4$) и Triple Dirk B ($vrn1vrn1 Vrn2Vrn2 vrn3vrn3 vrn4vrn4$) был сам сорт Triple Dirk, имеющий два доминантных гена ярового типа развития $Vrn1$ и $Vrn2$. При создании линий Triple Dirk D, Triple Dirk B и Triple Dirk C ($vrn1vrn1 vrn2vrn2 vrn3vrn3 vrn4vrn4$) донором рецессивных аллелей генов Vrn послужил озимый сорт Winter Minflor; для линий Triple Dirk E ($vrn1vrn1 vrn2vrn2 Vrn3Vrn3 vrn4vrn4$) и линии Triple Dirk F ($vrn1vrn1 vrn2vrn2 vrn3vrn3 Vrn4Vrn4$) донорами доминантных генов Vrn соответственно были сорта Loro и Gabo [Pugsley A.T., 1971, 1972].

Используемые символы и генные взаимоотношения. Гены, контролирующие тип развития, имели различное обозначение, а именно: *A/a*, *B/b* и *C/c* [Powers L.R., 1934], *S_k/s_k*, *S_s/s_s* [Åkerman Å., MacKey J., 1949], *V/v* [Pugsley A.T., 1963], *Sg/s_g* [Tsunewaki K., 1966a; Singh M.P., 1967]; *C/c*, *D/d* [Klaimi Y.Y., Qualset C.O., 1974], пока не получили символ *Vrn/vrn* [McIntosh R.A., 1973] (табл. 2.1). Реакция на яровизацию озимых сортов, вероятно, не связана с рецессивными аллелями генов *Vrn* [Gotoh T., 1980; Булавка Н.В., 1984], поэтому, с нашей точки зрения, было бы более верно использовать ранее предложенную К. Tsunewaki, B.S. Jenkins [1961] аббревиатуру *Sg* (spring growth). В настоящее время очевидно, что детерминация развития по яровому или озимому типу – более существенная характеристика данных генов, чем реакция на яровизацию яровых сортов, носителей разных доминантных генов *Vrn*. Более того, интенсивное изучение собственно реакции на яровизацию яровых сортов привело к тому, что исследователи вынуждены присваивать символы *Vrn* генам, не обуславливающим яровость как таковую, а лишь участвующим в контроле выраженности реакции на яровизацию (см., например, работы C.N. Law et al. [1998], Н. Miura, A.J. Worland [1994], M.N. Islam-Faradi et al. [1996], в которых различия в скорости протекания развития яровых растений пшеницы с яровизацией и без таковой авторы объясняют наличием в хромосомах 1-й, 3-й и 6-й гомеологических групп различных генов *Vrn*). В таких случаях нельзя полагаться на буквальное обозначение генов “response to vernalization” (как мы уже замечали выше, не очень удачное и не отражающее суть дела)⁵. Очень велика вероятность, что гены детерминируют только какую-то долю реакции на яровизацию у яровых сортов и не имеют никакого отношения к признаку “response to vernalization” (под которым изначально А.Т. Pugsley [1972] и R.A. McIntosh [1973] подразумевали “тип развития”). Следовательно, если хромосома у замещенных линий влияет на выраженность признака “длина вегетационного периода”, это еще не значит, что в ней расположен доминантный ген *Vrn*, контролирующий яровой тип развития. Для ячменя и ржи исследователи используют символы *Sh* – spring habit [Nilan R.A., 1964; Sogaard B., von Wettstein-Knowles P., 1987] и *Sp* – spring growth habit [Meltz G. et al., 1992] соответственно. А.Ф. Стельмах с соавторами вводит для генов, контролирующих реакцию на яровизацию, символ *Vrd* [Stelmakh A.F. et al., 2005]. В настоящее время по генам данной системы созданы изогенные линии

⁵ В настоящее время основными составителями “Каталога генных символов...” [McIntosh R.A. et al., 2008–2011] являются молекулярные биологи, которые с непонятной легкостью к месту и не к месту заменяют символы генов (генетические символы) на молекулярно-биологические. Причем их “удобство” – временное и не очень понятное. Например, очень сложно (невозможно) ожидать обнаружение гомологов генам *Vrn4* и *Vrn5*. Причем молекулярно-биологический символ последнего уже дважды меняли сначала на *Vrn-B4*, а затем на *Vrn-B3* [McIntosh R.A. et al., 2008–2011]. При этом у них был шанс прекратить терминологическую путаницу, вернувшись к ранее предложенному К. Tsunewaki [1966] для генов символу *Sg* (spring growth).

Таблица 2.1

Используемые символы генов и соответствующие им числа локусов, определяющих тип развития у пшениц, по гипотезам и данным разных авторов (по: [Flood R.G., Halloran G.M., 1986], с дополнением)

Символ гена	Число локусов	Генотип (гаплоидный)	Фенотип	Литература
<i>S/s</i>	1	<i>Si</i>	Озимый	H.P. Cooper [1923]
<i>I/i</i>	1	<i>SI</i> <i>sI</i> <i>si</i>	Яровой То же Яровой	
<i>A/a</i>	1	<i>A</i>	Ранний яровой	
<i>B/b</i>	1	<i>aBc</i>	Средний яровой	
<i>C/c</i>	1	<i>aBC</i> <i>abc</i> <i>abC</i>	Поздний яровой То же Очень поздний яровой	L.R. Powers [1934]
<i>S_k/s_k</i>	1	<i>S_k</i> <i>s_k</i>	Яровой Озимый	
<i>S_s/s_s</i>	1	<i>S_s</i> <i>s_s</i>	Яровой Озимый	
<i>V/v</i>	1	<i>V</i> <i>v</i>	Яровой Озимый	
<i>Sg/sg</i>	3+1	<i>Sg1sg2sg3</i> <i>Sg1^csg2sg3</i> <i>sg1sg2Sg3</i> <i>sg1Sg2^csg3</i> <i>sg1sg2sg3</i>	Яровой Полуяровой Озимый Полуяровой Полуяровой	K. Tsunewaki [1966a]
<i>Sg5/sg5</i>			Яровой	
<i>Vrn/vrn</i>	3+1	<i>Vrn1</i> <i>Vrn3</i> <i>Vrn2</i> <i>vrn1 vrn2 vrn3</i> <i>Vrn4</i>	Яровой Яровой Полуяровой Озимый Яровой	A.T. Pugsley [1972]
<i>C/c</i>	1	<i>CD</i>	Яровой	
<i>D/d</i>	1	<i>cD</i> <i>CD'</i> <i>cd</i>	Полуяровой То же Озимый	Y.Y. Klaimi, C.O. Qualset [1974]
<i>Vrn-1^{1*}</i>	3		Яровой	
<i>Vrn-2^{2*}</i>	1		Озимый	J. Dubcovsky et al. [1998]
<i>Vrn-3^{3*}</i>	1		Яровой	
<i>Vrn-4[*]</i>	1		То же	

Примечание: ¹ – *Vrn-1* кодирует *APETALA1*-подобный MADS-бокс транскрипционный фактор [Preston J.C., Kellogg E.A., 2006]; ² – *Vrn-2* кодирует белок a zinc-finger motif, который может быть посредником связывания ДНК с ССТ-доменом [Yan L. et al., 2004b]; ³ – ген *Vrn-3* является ортологом гена *AT (FLOWERING LOCUS T) Arabidopsis thaliana* [Yan L. et al., 2006].

* Если ген *Vrn* и его порядковый номер даны через дефис, то нами в тексте использовано его новое молекулярно-биологическое обозначение. При изложении генетических экспериментов нами используется “старое” обозначение.

[Файт В.И., 2006б] и проводятся исследования [Мокану Н.В., Файт В.И., 2008; Файт В.И., 2006а; Файт В.И. и др., 2007]. Еще один ген-кандидат *TaVRT-1*, вероятно, контролирующий отзывчивость на яровизацию озимых сортов, расположен в длинных плечах хромосом 5-й гомеологической группы [Danyluk J. et al., 2003].

Не останавливаясь на рассмотрении неподтвержденных сообщений W.J. Spilman [1909] и E. von Tschermak [1910] о доминировании озимого типа развития над яровым, отметим ряд работ, в которых расщепление на яровые–озимые формы не всегда было четким и укладывалось в существующее представление. Для объяснения полученных результатов выдвигались различные гипотезы. W. Hoffman [1944] заключил, что у ячменя яровой, озимый и промежуточный типы развития определяются соответственно серией аллелей *S*, *s* и *s'*. Эта гипотеза затем неоднократно использовалась, в том числе К. Tsunewaki [1962], который предположил у поздних яровых сортов пшеницы наличие генов полуозимости (*Sg1^c* и *Sg2^c*). Рядом авторов выдвигались гипотезы о существовании не обладающих эпистазом доминантных генов озимого типа развития [Cooper H.P., 1923; Powers L.R., 1934; Tsunewaki K., Jenkins, 1961]. H.P. Cooper [1923] объяснил отношение расщепления в F_2 гибридов (13 частей яровых растений к 3 озимым) наличием доминантного гена озимого типа развития *S* и доминантного ингибитора *I* для него. Однако он не сумел продемонстрировать отношение трех частей озимых к одной яровой ни в одной из изученных им семей F_3 . L.R. Powers [1934] также предположил существование доминантного гена озимого типа развития *C* и двух доминантных генов ярового типа развития *A* и *B*. Ген *C* не доминировал над генами *A* и *B* ярового типа развития, а генотип озимого растения предполагался как *aa vv CC*. При этом автор предполагал существование эпистаза гена *AA* и(или) *BB* над *CC* и *cc* над *aa* и *vv*. К. Tsunewaki, B.S. Jenkins [1961] также предположили, что все озимые сорта имеют типичный ген ярового типа развития *Sg3*, но и их объяснение было неубедительным для эффекта этого гена.

J. Dubcovsky et al. [1998] предположили существование доминантного гена *Vrn-2*, контролирующего озимый тип развития у *T. monocosmum*. Правда до сих пор его функционирование показано только для диплоидных пшениц.

Локализация доминантных генов *Vrn* в хромосомах. E.R. Sears [1944, 1954] обнаружил, что нуллисомные по хромосоме 5D растения были самыми позднеспелыми из растений всех анеуплоидных линий сорта Chinese Spring, и предположил наличие в этой хромосоме гена, обуславливающего раннее созревание. Локализация гена, контролирующего яровой тип развития в этой хромосоме у сорта Chinese Spring, была в дальнейшем подтверждена рядом авторов [Майстренко О.И., 1981; Tsunewaki K., Jenkins B.S., 1961; Driscoll C.J., Jensen N.F., 1964; Halloran G.M., Boyde C.W., 1967]. В скрещиваниях 16 (из 21 возможной) моносомных линий Chinese Spring с озимым сортом Hymar J. Unrau [1950] обнаружил, что хромосома 5A

последнего несет один из двух генов озимого типа развития. J. Kuspira, J. Unrau [1957], изучая замещенные линии сорта Chinese Spring, определили, что хромосомы 2B и 5D этого сорта несут гены ярового⁶ типа развития, тогда как хромосомы сорта реципиента Thatcher – их рецессивные аллели.

J.W. Morrison [1960] обнаружил, что хромосомы 5A, 6B и 5D озимого сорта Pioneer несут гены, отвечающие за озимый тип развития. D. Knott [1959] показал, что хромосомы 5A и 5D ярового сорта Gabo несут два из трех генов озимого типа развития. C.J. Driscoll, N.F. Jensen [1963], изучив потомства гибридов от скрещивания Chinese Spring с озимой линией Selection 5075, показали, что яровой тип развития контролируется тремя неаллельными генами, расположенными в хромосомах 5A, 5B и 5D и, вероятно, геном, расположенным в хромосоме 7D. Позже C.J. Driscoll и N.F. Jensen [1964] предположили, что за проявление признака ответственна еще и хромосома 1A.

K. Tsunewaki, B.S. Jenkins [1961] локализовали доминантный ген *Sg2* (*Vrn1*) в хромосоме 5A. C.N. Law et al. [1976], используя линии с телоцентрическими хромосомами, определили, что гены *Vrn1* и *Vrn3* расположены в длинных плечах хромосом 5A и 5D соответственно.

Неоднократно указывалось, что в хромосоме 5B также имеется ген, контролирующий яровой тип развития. Однако из-за ошибочной интерпретации данных своих экспериментов некоторые авторы полагали, что в этой хромосоме локализован ген *Vrn4* (см., например, О.И. Майстренко [1981]). Следует заметить, что доминантный ген *Vrn2* (*Sg5*) ранее был локализован в хромосоме 5B [Singh M.P., 1967]. Однако работа этого автора оказалась незамеченной другими исследователями. K. Kato et al. [1993] вторично сообщили о локализации гена *Vrn2* в хромосоме 5B. Эти же авторы предположили, что ген *Vrn4* может быть расположен в хромосоме 5D [Kato K. et al., 1993]. В настоящее время эта гипотеза подтверждена, и ген локализован в длинном плече этой хромосомы [Yoshida T. et al., 2009].

C.N. Law, M.S. Wolfe [1966] обнаружили у замещенной линии Chinese Spring/Hope 7B ген *Vrn5* и локализовали его в хромосоме 7B.

Данные о локализации генов в хромосомах, определяющих тип развития, суммированы в табл. 2.2. Косвенно они могут быть подтверждены результатами изучения линий с межсортовым замещением хромосом [Halloran G.M., Boydell C.W., 1967; Flood R.G., Halloran G.M., 1983; и др.].

⁶ В ранних работах с использованием анеуплоидов мягкой пшеницы хромосомы, влияющие на скороспелость, реакцию на фотопериод и яровой тип развития, их авторами часто классифицировались довольно условно. Особенно в случаях, когда в экспериментах в качестве одной из родительских форм использовался слабоустойчивый к фотопериоду сорт. По этим причинам выявления критических хромосом, базировавшиеся как на исследованиях в системе моносомного анализа, так и при сравнении линий с межсортовым замещением хромосом на изучении различий по продолжительности вегетационного периода, не всегда можно было интерпретировать однозначно.

Таблица 2.2

**Локализация генов в хромосомах и возможные генотипы
яровых и озимых форм**

Тип развития	Возможные генотипы (гаплоидные) яровых и озимых сортов	Аллелизм и локализация генов в хромосомах	Литература
<i>Для тетра- и гексаплоидных пшениц</i> по гипотезе и данным К. Tsunewaki, B.S. Jenkins [1961] и К. Tsunewaki [1962]			
Яровой	<i>Sg1Sg2Sg3*</i> <i>sg1sg2sg3</i> <i>Sg1sg2Sg3*</i> <i>Sg1^cSg2^cSg3*</i>	<i>Sg1–Sg1^c–sg1</i> (5D) <i>Sg2–Sg2^c–sg2</i> (5A)	[Tsunewaki K., Jenkins B.S., 1961; Tsunewaki K., 1962] [Tsunewaki K., Jenkins B.S., 1961; Tsunewaki K., 1962]
	<i>Sg1^cSg2Sg3*</i> <i>Sg1^cSg2Sg3*</i>	<i>Sg3–sg3</i> (2B)	[Tsunewaki K., Jenkins B.S., 1961; Tsunewaki K., 1962]
Озимый	<i>sg1sg2sg3Sg5*</i> <i>sg1sg2Sg3</i>	<i>Sg5–sg5</i> (5B)	[Singh M.P., 1967] [Tsunewaki K., 1962]
по гипотезе A.T. Pugsley [1972] и данным ряда авторов			
Яровой	<i>Vrn1vrn2vrn3vrn4</i> <i>vrn1Vrn2vrn3vrn4</i> <i>vrn1vrn2Vrn3vrn4</i> <i>vrn1vrn2vrn3Vrn4</i> и любые сочетания доминантных генов	<i>Vrn1–vrn1</i> (5A Long arm) <i>Vrn2–vrn2</i> (5B Long arm) <i>Vrn3–vrn3</i> (5D Long arm) <i>Vrn4–vrn4</i> (5D)	[Майстренко О.И., 1976; Law C.N. et al., 1976] [Barrett B. et al., 2002] [Майстренко О.И., 1976; Law C.N. et al., 1976] [Kato K. et al., 1993; Yoshida T. et al., 2009]
Озимый	<i>vrn1vrn2vrn3vrn4</i>		[Pugsley A.T., 1972]
<i>Для диплоидных пшениц</i> по гипотезе J. Dubcovsky et al. [1998] и данным ряда авторов			
Яровой	<i>Vrn-A1vrn-A2</i> <i>vrn-A1vrn-A2</i>	<i>Vrn-A1–vrn-A1</i> (5A Long arm) <i>Vrn-A2–vrn-A2</i> (4A Long arm)	[Dubcovsky J. et al., 1998] [Yan L. et al., 2004b]
Озимый	<i>vrn-A1Vrn-A2</i>		[Dubcovsky J. et al., 1998]

* Яровой тип развития наблюдается при любом аллельном состоянии гена *Sg3*.

Объединить и(или) сопоставить работы гибридологического плана с работами, в которых использовались линии с межсортовым замещением хромосом и аберрантные линии, – дело ближайшего будущего. Заметим, что

и обзоры, касающиеся изучения генетики типа развития гибридологической [Gotoh T., 1980; Ригин Б.В., Гончаров Н.П., 1989] и методами анализа с использованием анеуплоидов [Flood R.G., Halloran G.M., 1986; Law C.N., Worland A.J., 1998], перекрываются только частично.

Картирование генов *Vrn*. J. MacKey [1954] определил, что доминантный ген *Vrn1* расположен проксимально относительно ингибитора остижности *B1*. Показано сцепление *Vrn1* с генами *Kr2*, контролирующим скрецаемость с рожью ($4,8 \pm 4,66$ % кроссинговера) и *Q*, обуславливающим спельтоидность колоса (30 %) [Sitch L.A. et al., 1986], а также с геном *Fr1*, контролирующим устойчивость к морозу (2,1 сМ) [Galiba G. et al., 1995]. Ген *Vrn1*, а также *Vrn-A2* картирован и у диплоидного вида *T. monococcum* [Kuspira J. et al., 1989; Dubcovsky J. et al., 1998]. К. Kato et al. [1998] картировали ген *Vrn1* относительно генов *Q*, *B1* и ряда молекулярных маркеров на длинном плече хромосомы 5А. И.А. Балашова с соавторами [2001] картировали ген *Vrn3* на расстоянии 3 сМ от молекулярного маркера и предложили использовать этот полиморфный фрагмент ДНК величиной 657 п.н. для предварительного определения наличия у яровых сортов мягкой пшеницы доминантного гена *Vrn3*. В ряде работ гены *Vrn1...Vrn3* также были маркированы [Galiba G. et al., 1995, Iwaki K. et al., 2002, Nelson J.C. et al., 1995].

2.1.2. Молекулярно-биологическое изучение

У гексаплоидных видов пшениц яровость контролируется четырьмя доминантными неаллельными генами *Vrn* (от англ. – response to vernalization) [Goncharov N.P., 2003], в то время как у культурной однозернянки *T. monococcum* – двумя, один из которых, *Vrn-1*, доминантный, а другой, *vrn-2*, – рецессивный [Tranquilli G., Dubcovsky J., 1999].

Ген *Vrn-1*. Для локуса *VRN-1* *T. monococcum* была сконструирована детальная генетическая карта, создана и скринирована библиотека клонов и секвенирована его последовательность [Yan L. et al., 2003]. В результате были обнаружены два гена, *AP1* и *AGLG1*, содержащие MADS-box и косегрегирующие с геном *Vrn-1*. Анализ экспрессии и аллельной вариабельности показал, что ген *AP1* является лучшим кандидатом на роль гена *Vrn-1*, чем *AGLG1* [Yan L. et al., 2003].

Были установлены нуклеотидные последовательности гена *AP1* для двух озимых, G1777 и G3116 (генотип обоих по генам *Vrn* – *vrn-1vrn-1 Vrn-2Vrn-2*), и двух яровых, DV92 (генотип *vrn-1vrn-1 vrn-2vrn-2*) и G2528 (генотип *Vrn-1Vrn-1 Vrn-2Vrn-2*) образцов *T. monococcum* [Yan L. et al., 2003]. Аминокислотные последовательности гена *Vrn* у образцов DV92 и G2528 были идентичны и отличались от таковых образцов G1777 и G3116 одной аминокислотной заменой в позиции 149 (глутаминовая кислота (Е) у первых и глицин (G) у вторых). Был также проведен анализ 5'-некодирующей последовательности протяженностью 1024 пар нуклеотидов (далее п.н.) для упомянутых выше образцов *T. monococcum*. В результате было выявлено 5 полиморфных сайтов, два из которых отличали яровой образец G2528 от озимых образцов G1777 и G3116 и ярового образца DV92 с

рецессивным типом контроля яровости. Первый сайт содержал инсерцию одного нуклеотида в позиции 728 выше старт-кодона, второй – делецию протяженностью 20 п.н., расположенную на расстоянии 176 п.н. выше старт-кодона [Yan L. et al., 2003].

Детальный анализ коллекции образцов *T. monosocum* выявил наличие делеций разных размеров у таковых с яровым типом развития. Установление нуклеотидных последовательностей продуктов позволило обнаружить еще две делеции, которые перекрывались с ранее выявленной делецией в соответствующей последовательности ярового образца G2528. Все три делеции обнаружены только у образцов с яровым типом развития. Они примыкают к предполагаемому MADS-box белоксвязывающему сайту (CArG-box). Наличие данного сайта предполагает возможность связывания с ним какого-то трансдействующего фактора, репрессирующего транскрипцию гена *AP1* у озимых образцов *T. monosocum* до начала яровизации. Таким образом, было показано, что ген *Vrn-1* – член семейства MADS-box-содержащих генов, кодирующих транскрипционные факторы [Trevaskis G. et al., 2003; Murai K. et al., 2003]. Гены этого семейства играют важную роль в развитии растений.

Вставки и(или) делеции в промоторе или 1-м интроне гена *Vrn-A1* обуславливают яровой тип развития. Они обозначены как аллели *Vrn-A1a*, *Vrn-A1b* и *Vrn-A1c* [Yan L. et al., 2004a; Fu D. et al., 2005; Golovnina K.A. et al., 2010].

Встраивание ретротранспозона в промоторную область гена *Vrn-B1* обуславливало яровой тип развития у *T. carthlicum* [Chu C.G. et al., 2011].

Ген *Vrn-2*. Аналогичным образом был проклонирован ген *Vrn-2* [Yan L. et al., 2004], определяющий яровой тип развития, вероятно, только у диплоидных пшениц. Белок, кодируемый данным геном, имеет сходство с CONSTANS (CO) и CO-подобным белками арабидопсиса и риса. *Vrn-2* белок состоит из одного цинкового пальца типа C₂H₂ и TOC1 (CCT) домена. CCT-домен отвечает за ядерную локализацию продукта гена *CO* арабидопсиса (ключевого гена, контролирующего у него реакцию на длину дня [Robson F. et al., 2001]) и, возможно, выполняет сходную функцию у пшениц [Yan L. et al., 2004b]. Был проведен анализ аллельной вариабельности гена *Vrn-2* у 65 образцов *T. monosocum*, различающихся озимым и яровым типом развития. Различий в пределах регуляторного района данного гена ярового образца DV92 и озимого образца PI 272561 выявлено не было. Однако при сравнении кодирующего района гена *Vrn-2* у DV92 и 16 образцов *T. monosocum* с озимым типом развития была обнаружена точковая мутация в позиции 35 CCT-домена образца DV92, приводящая к замещению аргинина (R) на триптофан (W). Аргинин консервативен во всех CO-подобных белках арабидопсиса, риса и ячменя. Точковая мутация, приводящая к его замене, у *Arabidopsis* оказывает существенное влияние на время наступления цветения. Это отражает важность аргинина в позиции 35 для правильного функционирования CCT-домена. Вероятно, обнаруженная точковая мутация у образца DV92 – причина его ярового типа развития. За-

мена аргинина (R) на триптофан (W) приводит к появлению Nco I сайта рестрикции, отсутствующего у аллеля дикого типа. Скрининг коллекции из 65 образцов *T. monosocum* (16 с озимым и 49 с яровым типом развития) показал, что R/W-мутация отсутствовала у всех озимых образцов, но присутствовала у 22 из 49 изученных яровых. У 17 из оставшихся 27 яровых образцов анализ с использованием гибридизации гена *Vrn-2* показал, что у них данный ген был полностью делетирован. Еще у 7 яровых образцов была обнаружена делеция в промоторе гена *Vrn-1*. Причину ярового типа развития оставшихся трех образцов выяснить не удалось. Таким образом, мутации и делеции гена *Vrn-2*, а также делеции в промоторе гена *Vrn-1* оказались достаточными для того, чтобы обусловить яровой тип развития у 46 из 49 проанализированных яровых образцов *T. monosocum*.

У яровых образцов культивируемых тетра- и гексаплоидных видов пшениц ген *Vrn-A2* не является функциональным [Distelfeld A. et al., 2009].

Ген *Vrn-B3*. Ранее обозначался как *Vrn-5* или *Vrn-B4*. Ген гомологичен гену *FT Arabidopsis* [Yan L. et al., 2006]. Этот доминирующий ген, найденный только в замещенной линии Chinese Spring/Hope 7B, связан с включением мобильного элемента в его промотор.

Ген *Vrn-D4*. О природе гена ничего не известно. Более того, для него не найдены гомологи в геномах А и В пшениц и геномах эгилопсов.

Изучение типа развития у других видов пшениц и эгилопсов. Несмотря на то что работы по изучению генетического контроля типа развития, по крайней мере у мягкой пшеницы, проводятся с начала XX в. [Spilman W.J., 1909; Stoll Ph.H., 1910], работ по сравнительно-генетическому изучению видов пшениц по этому признаку практически нет. Исключение составляют только тезисы Н. Schmalz [1958]. На тетраплоидных пшеницах до последнего времени работы не проводились. Сложность в исследовании признака у тетраплоидных видов была вызвана наличием у озимых форм основного возделываемого вида – твердой пшеницы доминантного гена *Ne2*, обуславливающего комплементарно с *Ne1* гибридный некроз и гибель растений F₁ гибридов. В результате создания нами [Гончаров Н.П., 1990; Goncharov N.P., 1999] на базе озимой полбы Black Winter Emmer тестерных по генам *Vrn* линий на тетраплоидном уровне – BS1E с доминантным геном *Vrn1* и BS2E с доминантным геном *Vrn2* от изогенных линий Triple Dirk D и Triple Dirk B, ранее созданных А.Т. Pugsley, появилась возможность изучения наследования признака и у тетраплоидных видов пшениц. Проведение скрининга диплоидных пшениц [Goncharov N.P., 1998; Goncharov N.P., Kondratenko E.Ja., 1998] и эгилопсов [Гончаров Н.П., Чикида Н.Н., 1995] и выделение по его результатом тестерных линий позволило начать исследования по генетическому контролю типа развития и у диплоидов. J. Dubcovsky et al. [1998] описали у *T. monosocum* линии, отличающиеся по генам *Vrn*.

Таким образом, в настоящее время мы имеем полную модельную систему для изучения генетики типа развития (яровости–озимости) как у отдельных видов пшениц с различным уровнем пloidности, так и рода *Triticum* в целом.

2.2. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТИПА РАЗВИТИЯ У ВИДОВ ПШЕНИЦ И ЭГИЛОПСОВ

Признак “тип развития”, являясь одним из классификационных не только для пшениц [Второй список..., 1914; Генеалогия..., 1986], но и для их сородичей [Брежнев Д.Д., Коровина О.Н., 1981], тем не менее у последних даже фенотипически изучен слабо. Одна из причин этого заключается в том, что образцы сородичей представляют собой сборы из естественных популяций, другая – поддержание их в живом виде связано со способом их репродуцирования, а именно, в озимом посеве. Как в первом, так и во втором случае информация о типе развития не может быть получена попутно с репродуцированием. Для этой цели требовались специальные исследования. Результаты изучения частот встречаемости озимых и яровых форм у эгилопсов, вероятных доноров элементарных геномов полиплоидных пшениц, и видов рода *Triticum* представлены в табл. 2.3. Видно, что среди огромного мирового разнообразия пшениц, определяемого в настоящее время 29 ботаническими видами, подавляющее большинство представлено как яровыми, так и озимыми формами (см. табл. 2.3).

В то же время ряд видов в основном на тетра- и гексаплоидном уровне не имеют озимых форм. Это *T. antiquorum*, *T. sphaerococcum*, *T. zhukovskiyi*, *T. polonicum*, *T. aehiphopicum*, *T. timopheevii*, *T. militinae* и *T. sinskajae*. Заметим, что до проведения наших исследований у диплоидной *T. urartu* и тетраплоидной *T. araraticum* не было обнаружено яровых форм, и они во всех руководствах (см. например, [Пшеницы..., 1976, 1987; Пшеница..., 1979]) описаны как виды, имеющие только озимые формы.

Все диплоидные виды рода *Triticum*, за исключением *T. sinskajae*, представлены в основном озимыми формами (см. табл. 2.3). Причем большинство яровых форм этих видов – позднеспелые. Последнее замечание касается и диплоидных видов рода *Aegilops*. Исключение составляет только вид *Ae. squarrosa*, включающий в себя наиболее скороспелые формы не только для родов *Triticum* и *Aegilops*, но и для трибы пшеницевых в целом. Вегетационный период образцов к-1954 и к-992 *Ae. squarrosa* в условиях Новосибирска в среднем за три года изучения не превышал 60 дней.

Большинство изученных тетра- и гексаплоидных сородичей пшеницы, как ранее было замечено Y. Nakai, K. Tsunewaki [1967], представлены в основном яровыми формами. Исключение составляют у тетраплоидных видов – *T. araraticum*, у гексаплоидных – *T. macha* и *Ae. crassa* 6× (см. табл. 2.3). Причем местные и стародавние сорта возделываемых гексаплоидных видов в основном позднеспелые [Goncharov N.P., Rigin B.V., 2000]. В работе Y. Nakai, K. Tsunewaki [1967] показано, что у культивируемых видов возрастает число яровых образцов. Особенно это замечание касается тетраплоидов. Результаты, представленные в табл. 2.3, позволяют заметить увеличение процента яровых форм в процессе доместикиции видов пшениц. Наиболее скороспелый образец среди тетраплоидных пшениц обнаружен у *T. dicoccum*. Это к-25459 аравийского происхождения. Средняя длина периода “всходы–колошение” у него составляла 41 день.

Для поиска озимых тестерных форм нами проведены специальные эксперименты. Часть результатов представлена в табл. 2.4. Более полно ре-

Таблица 2.3

**Частота встречаемости озимых и яровых форм у видов пшениц
(по: [Goncharov N.P., 1998], с добавлениями)**

Вид	Число изученных образцов	Из них			Яровые, %
		озимых	гетерогенных	яровых	
2n = 14					
<i>Ae. squarrosa</i>	225	198		27	12
<i>Ae. speltoides</i>	29	8	3	18	69
<i>Ae. aucheri</i>	31	10		21	68
<i>Ae. longissima</i>	28	23		5	18
<i>Ae. searsii</i>	39	16	10	13	33
<i>Ae. sharonensis</i>	23	14	1	8	35
<i>Ae. bicornis</i>	6	4		2	33
<i>T. urartu</i>	267	263	3	1	2
<i>T. boeoticum</i>	50	36	4	10	20
<i>T. monococcum</i>	284	147	3	134	47
<i>T. sinskajae</i>	1	0		1	100
2n = 28					
<i>Ae. crassa 4×</i>	18	3		15	83
<i>Ae. vavilovii</i>	25	11		14	56
<i>T. turgidum</i>	13	2		11	85
<i>T. turanicum</i>	6	0		6	100
<i>T. durum</i>	224	10		214	96
<i>T. polonicum</i>	16	0		16	100
<i>T. carthlicum</i>	19	0		19	100
<i>T. dicoccum</i>	563	43		520	92
<i>T. aethiopicum</i>	29	0		29	100
<i>T. timopheevii</i>	19	0		19	100
<i>T. araraticum</i>	50	49		1	2
<i>T. dicoccoides</i>	101	73		28	28
2n = 42					
<i>Ae. crassa 6×</i>	6	5		1	17
<i>T. aestivum</i>	492	142		350	71
<i>T. sphaerococcum</i>	14	0		14	100
<i>T. antiquorum</i>	2	0		2	100
<i>T. zhukovskyi</i>	1	0		1	100
<i>T. macha</i>	53	52	1*	0	0
<i>T. spelta</i>	136	108		28	21
<i>T. vavilovii</i>	2	2		0	0
Амфиплоиды	49	14		35	71

* Образец к-38547 оказался естественным межвидовым гибридом.

Таблица 2.4

**Дни до колошения яровизированных и выращиваемых
без яровизации растений образцов пшениц разных уровней плоидности
(по: [Goncharov N.P., Kondratenko E.Ja., 1998])**

Вид, образец	Дней до колошения		Разли- чия
	без яровизации	с ярови- зацией	
<i>T. aestivum</i> :			
Triple Dirk C	120,0	50,3	69,7*
Khapli/8* Chancellor	146,2	54,2	92,0*
<i>T. dicoccum</i> :			
Black Winter Emmer	К моменту уборки 4 узла на главном стебле	53,3	—
<i>T. durum</i> :			
Сапа Бугда	107,0	49,5	57,5*
к-35116	К моменту уборки выколосилось только одно растение	50,1	—
<i>T. monoccum</i>			
PI 560727	К моменту уборки не наблюдалось выхода в трубку	76,0	—
<i>T. boeoticum</i>			
к-28300	То же	52,0	—
<i>T. urartu</i>			
к-33769	»	73,0	—
<i>Ae. squarrosa</i>			
к-1185	Нет выхода в трубку после выращива- ния в течение четырех вегетаций	64,8	—

* $P > 0,99$.

результаты таких скринингов даны в соответствующих разделах, касающихся изучения генетики типа развития конкретных видов пшениц и эгилопсов. Первым этапом нашей работы было выделение тестерных линий на разных уровнях плоидности (см. табл. 2.4) и разработка методических вопросов анализа [Гончаров Н.П., Коваль С.Ф., 1989; Goncharov N.P., 2004], вторым – собственно генетическое изучение видов по признаку “яровость–озимость”. Достоверность различий между датами колошения образцов пшеницы с яровизацией и без таковой оценивалась с помощью критерия Стьюдента по стандартной программе. Нами было показано, что практически все виды пшениц и эгилопсов обладают необходимыми для проведения генетического анализа формами с альтернативным типом развития (см. табл. 2.4).

Несмотря на то что все озимые образцы пшеницы имеют рецессивные аллели генов *Vrn*, некоторые из них с так называемой “слабой степенью озимости”, вероятно, из-за частичной весенней яровизации в холодную весну могут выколашиваться в течение одного вегетационного сезона. Поэтому для исследования признака “яровость–озимость” необходимо в качестве материнских форм выбирать образцы с “сильно выраженной сте-

пенью озимости” и обязательно выращивать в качестве контроля сорта со “слабой степенью озимости” [Goncharov N.P., 2004], по выходу в трубку которых можно судить о переходе части озимых форм к генеративному развитию, что необходимо для проведения четкой границы разделения на яровые/озимые (более подробно см. [Гончаров Н.П., Коваль С.Ф., 1989]).

Представленные в табл. 2.4 результаты позволяют сравнить “степень озимости” образцов как различных видов, так и одного и того же. Это позволяет получить представление о возможности их использования в качестве тестеров в гибридологическом анализе для определения числа доминантных генов *Vrn*. Для выбора конкретных тестерных форм внутри видов были необходимы эксперименты по выращиванию без яровизации предполагаемых озимых тестерных форм. Результаты такого изучения образцов мягкой пшеницы представлены в табл. 2.5.

Заметим, что среди озимых образцов гексаплоидных пшениц практически все пригодны для использования в качестве тестерных, так как даже сорта Norin 10 и Скороспелка 35 в условиях теплицы при практически круглосуточном освещении переходят к колошению за 86 и 87 дней соответственно (см. табл. 2.5), т. е. за три календарных месяца. При более коротком дне Скороспелка 35 в условиях гидропонной теплицы выколашивается практически за четыре месяца. То есть в полевых условиях Новосибирска при естественной длине вегетационного периода мы не можем наблюдать их колошения. Однако, например, в условиях Санкт-Петербурга, где растения вегетируют в течение четырех месяцев, они могут к осени выйти в трубку и, следовательно, для разделения растений на яровые–озимые в таких случаях необходимо сеять в качестве репера растения F_1 гибридов озимого сорта с линией Triple Dirk B, имеющей самый слабый в своем фенотипическом проявлении доминантный ген *Vrn2*.

Поскольку основной для сельского хозяйства вид пшениц – аллогексаплоид, изучение других, имеющих меньшее число хромосом, видов пше-

Таблица 2.5

Изучение способности к колошению озимых сортов мягкой пшеницы, выращиваемых без яровизации (гидропонная теплица)

Сорт	Дней до выхода в трубку	Количество растений, вышедших в трубку, %	Дней до колошения	Количество выколосившихся растений, %
Скороспелка 35	66,29 ± 1,58	100	85,86 ± 1,90	100
Norin 10	—*	100	87,88 ± 2,94	100
Triple Dirk C	92,57 ± 1,93	100	Нет колошения	0
Альбидум 11	98,25 ± 1,11	57,1	То же	0
Мироновская 808	100,0 ± 1,08	50	»	0
Кавказ	101 ± 0,58	37,5	»	
Безостая 1	101	12,5	»	0
Одесская 51	Нет выхода	0	»	0
Cheyenne	То же	0	»	0

* Для сорта Norin 10 не отмечали.

ниц будет способствовать решению многих вопросов как теоретического, так и прикладного характера. В их числе – определение перспектив использования разных доминантных генов *Vrn* и(или) их аллелей при селекции на изменение скорости развития возделываемых пшениц и для изучения влияния цитоплазмы различных видов на экспрессию данных генов. Накопление информации о генетике типа и скорости развития будет также способствовать лучшему пониманию вопросов формирования адаптивности пшениц к различным природно-климатическим условиям.

2.3. НАСЛЕДОВАНИЕ ТИПА РАЗВИТИЯ У ГЕКСАПЛОИДНЫХ ПШЕНИЦ И ЭГИЛОПСОВ

Число доминантных генов *Vrn*. После выявления некоторых из хромосом мягкой пшеницы в качестве критических для контроля ярового типа развития встал вопрос о числе доминантных генов у этого вида. Наличие только трех доминантных генов *Vrn* не вызывало у исследователей никаких вопросов [Stelmakh A.F., 1987; McIntosh R.A. et al., 2008–2010]. Вопрос о существовании двух других генов – *Vrn4* и *Vrn5* – долгое время оставался нерешенным.

Доминантный ген *Vrn4* (*Vrn-D4*)⁷. Б.В. Ригин, А.О. Лакербай [1982] и А.Ф. Stelmakh [1987] не обнаружили доминантный ген *Vrn4* в поступивших из Австралии в Советский Союз изогенных по доминантным генам *Vrn* линиях А.Т. Pugsley. Основываясь на данных этих экспериментов, а также перепроверке генотипов сортов, у которых, по косвенным данным О.И. Майстренко [1981], присутствовал доминантный ген *Vrn4*, А.Ф. Стельмах, В.И. Авсенин [Стельмах А.Ф., Авсенин В.И., 1983б; Stelmakh A.F., 1987] отрицали его существование. Т. Gotoh [1979], работая с изогенными линиями А.Т. Pugsley, показал наличие в каждой из четырех изогенных линий сорта Triple Dirk неаллельных доминантных генов *Vrn*. Результаты изучения изогенной линии Triple Dirk F, любезно предоставленной нам Т. Gotoh, приведены в табл. 2.6. Эксперименты были проведены нами совместно с д.б.н. Б.В. Ригиным в 1985–1986 гг. независимо в Новосибирске и Санкт-Петербурге. При изучении растений F_2 гибридов изогенной линии Triple Dirk F с озимым сортом выявлен моногенный контроль признака, при изучении F_2 гибридов с другими изогенными линиями А.Т. Pugsley показана неаллельность доминантного гена этой линии доминантным генам *Vrn1...Vrn3* и *Vrn5* (см. табл. 2.6). Изогенная линия Triple Dirk F, полученная от Dr. Т. Gotoh, была нами предоставлена А.Ф. Стельмаху, который также подтвердил наличие в ней доминантного гена *Vrn4* [Авсенин В.И. и др., 1988].

⁷ Ниже мы не меняли символы “*Vrn1–Vrn8*”, так как это, с нашей точки зрения, не только лишено смысла, но и пока гены *Vrn6–Vrn7* не будут соотнесены с группами сцепления это приводит к использованию двойной нумерации, что крайне неудобно (см. также сноску 5 на с. 149). Символы “*Vrn-1*, *Vrn-3B*, *Vrn-4D*” используются нами, как и выше, только тогда, когда обсуждаются результаты молекулярно-генетических исследований, “*Vrn-A2*” – результаты изучения J. Dubcovsky диплоидных пшениц.

Таблица 2.6

**Идентификация гена *Vrn*, определяющего яровой тип развития
у изогенной линии Triple Dirk F (из: [Гончаров Н.П., Ригин Б.В., 1989])**

Тестерные линии	Расщепление по типу развития в F ₂ гибридов		χ^2 для		
	яровых	озимых	3:1	15:1	63:1
Ульяновка	114 ^a	44 ^a	0,68	125,79	709,76
Альбидум 114	152 ^b	39 ^b	2,14	65,44	441,54
Triple Dirk D (<i>Vrn1</i>)	146 ^a	11 ^a	27,11	0,15	30,25
То же	81 ^b	7 ^b	13,64	0,44	23,38
Triple Dirk B (<i>Vrn2</i>)	154 ^a	9 ^a	32,98	0,15	16,61
То же	110 ^b	8 ^b	20,89	0,06	20,88
Triple Dirk E (<i>Vrn3</i>)	140 ^a	9 ^a	28,57	0,01	19,42
То же	80 ^b	3 ^b	20,24	0,98	2,27
Chinese Spring/Hope 7B (<i>Vrn3Vrn5</i>)	155 ^a	3 ^a	44,97	5,11	0,12

Примечание: ^a и ^b – в Новосибирске и Санкт-Петербурге соответственно.

Частота встречаемости доминантного гена *Vrn4* и районы его распространения см. в разделах 2.3.1 и 2.6. Заметим, что в условиях Новосибирска изогенные линии Triple Dirk B и Triple Dirk F с доминантными генами *Vrn2* и *Vrn4* соответственно достоверно не отличаются по датам колошения [Гончаров Н.П., Ригин Б.В., 1989]. Вероятно, имеющие их сорта по датам колошения невозможно различить и в условиях средних широт. Это могло послужить причиной того, что ген *Vrn4* не был вовлечен в селекционные программы Европы [Goncharov N.P., 1998]. Т. Gotoh [1979] отмечает чувствительность сортов, имеющих доминантный ген *Vrn4*, к низким температурам. В условиях низких температур и низкой освещенности линия Triple Dirk F в наших экспериментах также колосилась ранее, чем линия Triple Dirk B.

Как видно из результатов, приведенных в табл. 2.6, гены *Vrn4* и *Vrn2* неаллельны. Линия Triple Dirk B – единственная из четырех изогенных линий сорта Triple Dirk, имеющая в своем генотипе доминантный ген *D2*, который комплементарно с геном *D1* дает гибридную карликовость (табл. 2.7). В некоторых случаях такие растения сложно отличить фенотипически от озимых растений. Сорт Саратовская 29 имеет доминантный ген *D1* [Цильке Р.А., 1973]. Вероятно, растения с фенотипом “гибридная карликовость” в некоторых экспериментах воспринимались как озимые, и на основании этого делался вывод о наличии в хромосоме 2В мягкой пшеницы гена, контролирующего яровой тип развития. Использование символа *Vrn4* для гена, локализованного в хромосоме 5В, было уже следствием, запутавшим ситуацию с хромосомной локализацией и аллельностью генов *Vrn2* и *Vrn4* [McIntosh R.A. et al., 1998]. В настоящее время доминантный ген *Vrn4* у мягкой пшеницы локализован в хромосоме 5D [Yoshida T. et al., 2009]. Сообщение о его возможном расположении в хромосоме 7А [Law C.N., Scarth R., 1984] не подтвердилось.

Таблица 2.7

**Идентификация гена гибридной карликовости *D2*
в изогенных линиях A.T. Pugsley (по: [Goncharov N.P., 2003])**

Изогенная линия	Расщепление в F ₂ гибридов	
	нормальные	гибридные карлики 1-го типа
Triple Dirk D (<i>Vrn1</i>)	190 ^a (98) ^b	0 ^a (0) ^b
Triple Dirk B (<i>Vrn2</i>)	118 ^a (39) ^b	8 ^a (2) ^b
Triple Dirk E (<i>Vrn3</i>)	187 ^a (273) ^b	0 ^a (0) ^b
Triple Dirk F (<i>Vrn4</i>)	165 ^a (91) ^b	0 ^a (0) ^b

Примечание: ^a – скрещивания с Саратовская 29; ^b – скрещивания с к-43376.

Доминантный ген *Vrn5* (*Vrn-B3*). Доминантный ген *Vrn5* был описан только единожды C.N. Law, M.S. Wolf [1966], обнаружившими его в замеченной линии Chinese Spring/Hope 7B и локализовавшими в коротком плече хромосомы 7B. Нами ген *Vrn5* не выявлен ни у одного из изученных яровых потомков сорта Норе (табл. 2.8). Он также не выявлен ни у одной из доступных нам линий самого сорта Норе, ни у его родительских форм (см. табл. 2.8, а так же разд. 2.3.2). В сорте Норе доминантный ген *Vrn5* не обнаружен также В.И. Авсениным, А.Ф. Стельмахом [1989]. Таким образом, при очень широком использовании в селекционных программах

Таблица 2.8

Определение генотипов сорта Норе и его потомков по генам *Vrn*

Исследуемый сорт	Получено в F ₂ гибридов с озимым сортом		χ^2 для			Получено в F ₂ гибридов с Triple Dirk B	
	яровых	озимых	3:1	15:1	63:1	яровых	озимых
Saunders	209	18	35,28	1,09	59,83	212	0
Gala	141	46	0,02	107,45	645,20	235	0
Impala	136	35	1,87	59,00	97,36	132	0
Klein 157	226	14	47,02	0,07	28,46	378	0
Renown	137	12	22,82	0,83	40,82	212	0
Lawrence	188	61	0,03	141,53	856,60	161	11*
Warigo	184	9	39,36	0,55	13,40	194	0
Duker	234	4	69,03	8,48	0,02	128	0
Hofed 1	126	6	29,46	0,65	7,64	—**	—
Hopps (<i>hostianum</i>)	95	14	23,20	0,82	—	200	0
[Ceres × Hope]	129	7	28,59	0,28	11,36	181	0
[Hope × Ceros]	40	13	0,01	30,22	—	—	—
Klein Credito	256	21	44,82	0,84	65,24	178	0
Hope	276	22	49,33	0,65	65,69	135	0
Marquis	151	10	30,31	0,00	422,62	217	0

* – χ^2 для 15:1 равен 0,01; ** – не изучались.

Таблица 2.9

**Определение генотипа по генам *Vrn* замещенной линии
Chinese Spring/Hope 7B**

Тестерная линия	Получено в F ₂ гибридов		χ^2 для		
	яровых	озимых	3:1	15:1	63:1
Озимый сорт	194	15	35,41	0,31	42,83
Triple Dirk D	216	5	60,94	6,00	0,70
Triple Dirk B	190	6	50,31	3,40	2,86
Triple Dirk E	274	0	—	—	—

США сорта Hope как донора устойчивости к стеблевой ржавчине ни один из имевшихся в нашем распоряжении его яровых потомков (см. табл. 2.8), а также сорта Glenwari, Spica, Mendos, Warigo, Hopps (var. *meridionale* (Körn.) Mansf.), генотипы которых определены ранее А.Ф. Стельмахом с сотр. [Каталог..., 1987], не получили доминантного гена *Vrn5* от него.

Известно, что Е.С. McFadden получил в 1925 г. сорт Hope от скрещивания канадского сорта мягкой пшеницы Marquis с образцом полбы *T. dicoccum* Jaroslaw Emmer из России [Вавилов Н.И., 1935]. Сорт Marquis имеет два доминантных гена *Vrn* – *Vrn1* и *Vrn2* [Каталог..., 1987]. К настоящему времени мы не обнаружили и у полб поволжской группы, к которой относится Jaroslaw Emmer, ни одного образца, имеющего иной, чем *Vrn1...Vrn2*, доминантный ген (см. разд. 2.3.2). Таким образом, ген не имеется ни у одной из родительских форм замещенной линии Chinese Spring/Hope 7B. Результаты изучения гибридологическим анализом этой замещенной линии по типу развития представлены в табл. 2.9.

Из данных, представленных в табл. 2.9, видим, что данная линия действительно несет еще один, кроме *Vrn3*, имевшегося у сорта-реципиента Chinese Spring, доминантный ген. Позже наличие у нее доминантного гена подтвердили Е.К. Khlestkina et al. [2009]. Так как доминантный ген *Vrn5* более не обнаружен ни у одного образца мягкой пшеницы (см. разд. 2.3.1), то можно предположить, что его наличие в замещенной линии Chinese Spring/Hope 7B артефакт. Возможно, имела место транслокация хромосомы 7B с какой-либо из двух хромосом 5-й гомеологической группы, несущих доминантные гены *Vrn1* и *Vrn2*. В мейозе у F₁ гибридов замещенной линии Chinese Spring/Hope 7B на линию дитело5BL Chinese Spring наблюдали следующие соотношения:

$$20^{\text{II}} + t1^{\text{II}} - 24 \text{ клетки (рис. 2.5, А);}$$

$$19^{\text{II}} + t1^{\text{II}} + 2^{\text{I}} - 5 \text{ клеток;}$$

$$18^{\text{II}} + t1^{\text{II}} + 1^{\text{IV}} - 2 \text{ клетки (см. рис. 2.5, Б).}$$

На основании этих результатов можно сделать вывод, что длинное плечо хромосомы 5B не входит в транслокацию. Видимо, транслокация, имеющая место у замещенной линии Chinese Spring/Hope 7B, мала. В сводке Т.С. Фадеевой и Л.А. Писаревой [1986] приводятся сведения о неоднократно выявленных у мягкой пшеницы транслокациях, включающих хромосомы 5B и 7B, и отсутствует информация, касающаяся транслокаций

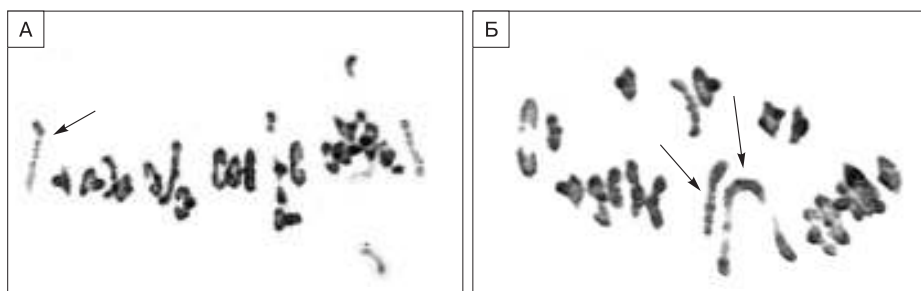


Рис. 2.5. Метафаза I мейоза у F_1 гибридов замещенной линии Chinese Spring/Норе 7В на дитело5BL Chinese Spring (стрелки указывают на включенную в конъюгацию телоцентрическую хромосому).

хромосомы 7В с хромосомой 5А. Следовательно, вероятность целенаправленного использования доминантного гена *Vrn5* для изменения скороспелости у пшениц невелика. В наших экспериментах вовлечение в гибридизацию линии Chinese Spring/Норе 7В как донора доминантного гена *Vrn5* только при использовании моносомной линии по хромосоме 7В сорта Мироновская 808, любезно предоставленной проф. J. Sutka (Agricultural Research Institute of Hungarian Academy of Sciences, Martonvasar, Hungary), оказалось успешным и позволило довольно легко передать данный ген в этот озимый сорт посредством проведения возвратных скрещиваний с выделением моносомных растений по хромосоме 7В.

Доминантный ген *Vrn8*. Ген *Vrn8* A.F. Stelmakh, V.A. Avsenin [1996] интрогрессировали в мягкую пшеницу из *T. sphaerococcum*. Результаты изучения этой линии приводятся в табл. 2.10. Видим, что ген *Vrn8* неаллелен доминантным генам *Vrn1...Vrn3* и аллелен *Vrn4*.

Можно сделать вывод, что доминантный ген *Vrn8* является геном *Vrn4*, который в силу ранних взглядов А.Ф. Стельмаха (об отсутствии доминантного гена *Vrn4* у мягкой пшеницы) был им неверно обозначен. Результаты изучения генетического контроля типа развития у *T. sphaerococcum* см. в разделе 2.3.3.

Экспрессия генов *Vrn*. Å. Åkerman, J. MacKey [1949] предположили эпистаз доминантного гена S_k над S_s . По мнению А.Т. Pugsley [1971], доминантный ген *Vrn1* (синоним S_k) обладает эпистазом и по отношению ко всем другим доминантным генам *Vrn*. Имеющие этот доминантный ген сорта не отвечают на яровизацию ускорением перехода из вегетативного

Таблица 2.10

Определение аллельности гена *Vrn8* генам *Vrn1...Vrn4*

Линия с геном	Получено яровых озимых в F_2 гибридов с				
	озимым сортом	Triple Dirk D (<i>Vrn1</i>)	Triple Dirk B (<i>Vrn2</i>)	Triple Dirk E (<i>Vrn3</i>)	Triple Dirk F (<i>Vrn4</i>)
<i>Vrn8</i>	93:32*	202:15**	298:24**	75:5**	253:0

* и ** – достоверно для 3:1 и 15:1 соответственно при $P_{0,05} = 3,84$.

состояния в генеративное [Pugsley A.T., 1971]. Позже одни авторы сообщали о дозовом эффекте доминантных генов *Vrn2*, *Vrn3*, *Vrn4* и отсутствии его у доминантного гена *Vrn1* [Майстренко О.И., 1976], другие обнаружили дозовый эффект генов *Vrn1* и *Vrn2* и показали его отсутствие у генов *Vrn3* и *Vrn4* [Berry G.J. et al., 1980]. Заметим, что два последних цитированных выше исследования были выполнены на одном и том же материале – изогенных линиях, созданных А.Т. Pugsley. Таким образом, в настоящее время нет единого мнения об отзывчивости на яровизацию более поздних яровых растений пшеницы, обладающих другими доминантными генами, чем *Vrn1* [Майстренко О.И., 1976; Berry G.J. et al., 1980; и др.].

По датам колошения (скороспелости) изогенные линии соотносятся между собой следующим образом (рис. 2.6). Все они, кроме пары Triple Dirk F–Triple Dirk B, по датам колошения достоверно отличаются друг от друга [Гончаров Н.П., Ригин Б.В., 1989].

Отсутствие “полного” эпистаза доминантного гена *Vrn1* можно видеть из результатов, представленных в табл. 2.11. Растения F_1 гибридов от скрещивания озимого сорта Cheyenne с изогенной линией сорта Мироновская 808 с доминантным геном *Vrn1* имеют явно выраженную реакцию на яровизацию. Данный эксперимент подтверждает наличие связи реакции на яровизацию с дозой доминантных генов *Vrn*.

T. Gotoh [1979] полагает наличие реакции на яровизацию у образцов с доминантным геном *Vrn2* и ее отсутствие у сортов с доминантным геном *Vrn4*.

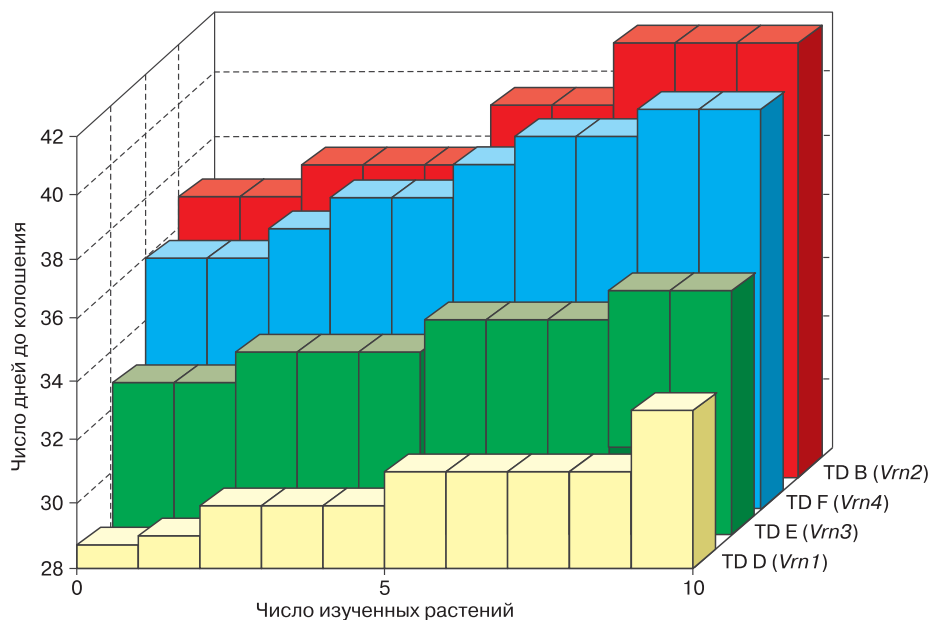


Рис. 2.6. Продолжительность периода “всходы–колошение” у изогенных по доминантным генам *Vrn* линий мягкой пшеницы сорта Triple Dirk (TD).

Таблица 2.11

Отзывчивость на яровизацию растений яровой пшеницы в зависимости от дозы доминантного гена *Vrn1*

Родительская форма, гибрид	Доза доминантного гена <i>Vrn1</i>	Продолжительность периода “высадка–колошение”, дней		Значение критерия Стьюдента (t)	Число степеней свободы (v)	Отзывчивость на яровизацию, дней
		с яровизацией	без яровизации			
Мироновская 808 (<i>Vrn1</i>)	2	59 ± 0,7	62 ± 0,5	3,01*	28	3
F ₁ Cheyenne × Мироновская 808 (<i>Vrn1</i>)	1	62 ± 0,4	80 ± 0,7	21,8**	27	18
Cheyenne	0	60 ± 0,9	∞	—	—	—

* P > 0,99; ** P > 0,999.

По силе фенотипического проявления доминантные гены *Vrn* составляют ряд: *Vrn1* > *Vrn3* > *Vrn4* ≥ *Vrn2* (по: [Gotoh T., 1979], с изменениями из: [Гончаров Н.П., Ригин Б.В., 1989]).

Некоторые авторы наблюдали неполное доминирование яровости над озимостью [Cooper H.P., 1923; Powers L.R., 1934; Tsunewaki K., Jenkins B.S., 1961]. В таких скрещиваниях гетерозиготы не могут быть четко отличимы от гомозигот ярового типа так же однозначно, как и от растений озимого типа. Особенно это касается результатов проведения исследований в полевых условиях Западной Сибири, в которых изучалось расщепление гибридов при поздних сроках посева (см., например, работы [Рутц Р.И., Леонтьев С.И., 1967; Майстренко О.И., 1981]).

Реакция на яровизацию яровых сортов мягкой пшеницы. У яровых раннеспелых сортов мягкой пшеницы отсутствует реакция на яровизацию [Åkerman Å., MacKey J., 1949]. И.М. Васильев [1940] объясняет это наличием у них длительного периода послеуборочного дозревания семян. Известно, что у яровых сортов пшеницы период послеуборочного дозревания семян продолжительнее, чем у озимых [Леманн К., Айхеле Ф., 1936]. Видимо, для обеспечения сохранения вида в зоне умеренного климата с наличием зимы яровым растениям достаточно было одной этой особенности, чтобы уйти под зиму в состоянии покоя. Позднеспелые же яровые сорта обладают отзывчивостью на яровизацию (табл. 2.12). G.M. Halloran [1967] считал, что доминантный ген *Vrn3* полностью ингибирует отзывчивость на яровизацию только в четырех дозах.

Множественный аллелизм в локусе *Vrn1* у мягкой пшеницы. Проблема изучения множественного аллелизма генов, детерминирующих яровый тип развития, имеет давнюю историю. K. Tsunewaki, B.S. Jenkins [1961] высказали гипотезу о наличии у мягкой пшеницы множественных аллелей в локусах, контролирующих тип развития. Позже для локуса *Vrn1* гипотеза была поддержана Y.Y. Klaimi, C.O. Qualset [1974], обозначившими аллели как *D*, *d* и *D'* (символы “*Vrn*” гены получили позже). Гипотезу о существовании множественных аллелей в данном локусе разделяют и

Таблица 2.12

Реакция на яровизацию изогенных линий сорта Triple Dirk

Линия	Продолжительность периода высадка–колошение, дней		Отзывчивость на яровизацию, дней	t Стью- дента	v*
	с яровизацией	без яровизации			
Triple Dirk D	36,78 ± 0,32	37,56 ± 0,48	0,78	1,44	16
Triple Dirk B	42,17 ± 0,75	45,40 ± 0,65	3,23	2,26**	14
Triple Dirk E	38,90 ± 0,35	40,67 ± 0,25	1,77	4,21***	17
Triple Dirk F	42,11 ± 0,39	45,57 ± 1,94	3,46	4,72***	18
<i>Vrn6^{Sc}</i>	39,00 ± 0,44	41,33 ± 0,29	2,33	5,04***	16
<i>Vrn7^{Sc}</i>	39,88 ± 0,55	40,50 ± 0,45	0,62	0,93	16

* – число степеней свободы; ** – $P > 0,99$; *** $P > 0,999$.

ряд других исследователей [Мережко А.Ф., 1987; Snape J. et al., 1976; Roberts D.W.A., McDonald M.D., 1984; и др.]. Однако Т.Т. Ефремова, О.И. Майстренко [1996] придерживаются противоположной точки зрения. Следует заметить, что ни в одном из этих четырех цитированных выше исследований гипотеза множественного аллелизма не проверялась экспериментально при помощи теста на аллелизм. В них приводятся только данные фенотипических наблюдений за датами колошения различных сортов, как правило, имеющих одинаковые генотипы по гену *Vrn1*, но отличающихся по скороспелости. Поэтому, с нашей точки зрения, необходима экспериментальная проверка данной гипотезы. Интерес исследователей к этому вопросу вызван тем обстоятельством, что гены, детерминирующие продолжительность вегетационного периода (спелость), плейотропно влияют на многие хозяйственно важные признаки, а в итоге – на урожай [Stelmakh A.F., 1993]. В перспективе использование разных аллелей доминантных генов *Vrn* увеличивает возможности манипулирования длиной вегетационного периода, что весьма важно для сельскохозяйственной практики. Проведение работ по экспериментальному доказательству данной гипотезы сдерживалось отсутствием подходящего материала для проведения такого рода эксперимента. Создание С.Ф. Ковалем [1997] изогенных линий с доминантными генами *Vrn1* от разных сортов, а именно, Новосибирской 67 и Пиротрикса 28, позволило нам провести такие исследования.

Результаты определения генотипов сорта Пиротрикс 28 и созданной с его использованием изогенной линии АНК-20В по генам *Vrn* представлены в табл. 2.13. Видно, что яровой тип развития контролируется дигенно доминантными генами *Vrn1* и *Vrn2*.

Результаты изучения реакции на яровизацию сорта Новосибирская 67 и его изогенных линий АНК-20В и АНК-18А даны в табл. 2.14. Линии достоверно отличаются друг от друга и от исходного сорта. Результаты теста на аллелизм линии АНК-20В представлены в табл. 2.15. Реципроки F_1 гибридов (АНК-20В на Новосибирская 67) на АНК-20В достоверно отличаются от таковых на Новосибирскую 67 и от гибридов первого поколения. Следовательно, сорт Новосибирская 67 и его линия АНК-20В имеют

Таблица 2.13

**Идентификация по генам *Vrn* используемого в эксперименте материала
(по: [Koval S.F., Goncharov N.P., 1998])**

Сорт, линия	Расщепление на яровые озимые формы в F ₂ гибридов с			Генотип (гаплоидный)
	озимым сортом (<i>vrn1...vrn4</i>)*	Triple Dirk D (<i>Vrn1</i>)*	Triple Dirk B (<i>Vrn2</i>)*	
Новосибирская 67	192:13	483:0	369:0	<i>Vrn1Vrn2</i>
Пиротрикс 28	270:12	152:0	880:0	<i>Vrn1Vrn2</i>
АНК-20В	148:9	131:0	178:0	<i>Vrn1Vrn2</i>

* В скобках – гаплоидные генотипы тестерных линий по генам *Vrn*.

Таблица 2.14

**Определение реакции на яровизацию сортов
и изогенных линий мягкой пшеницы**

Сорт, линия	Дней до колошения			Значение критерия Стьюдента
	неяровизи- рованных	яровизи- рованных	Различия	
Новосибирская 67	44,9 ± 0,75	45,9 ± 0,39	1,0	0,90
АНК-18А	61,8 ± 0,71	50,0 ± 0,62	11,8	12,56*
АНК-20В	52,6 ± 0,71	46,7 ± 0,43	5,9	6,87*
Marquis	45,9 ± 1,00	46,0 ± 0,75	0,1	0,90

* Значимо на 1% -м уровне.

Таблица 2.15

**Тест на аллелизм между сортом Новосибирская 67
и изогенной линией АНК-20В (по: [Koval S.F., Goncharov N.P., 1998])**

Сорт, гибрид	Генотипы	Число растений	
		скоро- спелых	поздне- спелых
Новосибирская 67	<i>Vrn1aVrn1a Vrn2Vrn2</i>	18	0
(Новосибирская 67 × АНК-20В) × АНК-20В	<i>Vrn1aVrn1b Vrn2Vrn2</i> <i>Vrn1bVrn1b Vrn2Vrn2</i>	13	15
F ₁ Новосибирская 67 × АНК-20В	<i>Vrn1aVrn1b Vrn2Vrn2</i>	10	0
(Новосибирская 67 × АНК-20В) × Новосибирская 67	<i>Vrn1aVrn1a Vrn2Vrn2</i> <i>Vrn1bVrn1a Vrn2Vrn2</i> }	18	0
АНК-20В	<i>Vrn1bVrn1b Vrn2Vrn2</i>	0	20

разные аллели доминантного гена *Vrn1*, обозначенные нами как *Vrn1a* и *Vrn1b* соответственно.

В свете полученных данных о множественном аллелизме доминантного гена *Vrn1* можно сделать вывод, что система, контролирующая тип развития, является “более гибкой”, чем считалось ранее, и полиморфизм по времени колошения сортов пшеницы может быть обусловлен за счет аллелей доминантных генов *Vrn*. Полученные данные позволяют эксперимен-

тально поддержать гипотезу Б.В. Ригина с сотр. [Генотипы..., 1985] о возможной детерминации ярового типа развития у сортов-двуручек доминантной аллелью гена *Vrn1*, что не укладывалось в господствующие представления А.Т. Pugsley [1971, 1972] о наличии эпистаза доминантного гена *Vrn1* и отсутствии у него дозового эффекта. Взгляды Б.В. Ригина с соавторами на детерминацию типа развития у двуручек не разделял А.Ф. Стельмах [1981a], который, исходя из гипотезы эпистаза гена *Vrn1*, приписывал сортам-двуручкам генетический контроль ярового типа развития исключительно доминантным геном *Vrn2*, обладающим “слабым фенотипическим эффектом” (имеющие его сорта отзываются на яровизацию ускорением колошения). Проверка гипотез Б.В. Ригина и А.Ф. Стельмаха не входила в задачу данного исследования. Однако в свете полученных нами данных вышеизложенная гипотеза Б.В. Ригина имеет законные права на существование, хотя для ее доказательства необходимо проведение специальных экспериментов.

Заметим, что ни стародавний, ни современный сортимент мягкой пшеницы России, вероятно в силу климатических условий и особенностей ее возделывания, не включал в себя материал со “слабой аллелью” доминантного гена *Vrn1*. Множественный аллелизм следует искать у сортов-двуручек Западной Европы (Италия, Югославия) [Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999] и Мексики (на сортимент последней мы получили любезные указания д.б.н. А.Ф. Мережко (ВНИИР им. Н.И. Вавилова)) и у сортов тетраплоидных видов пшениц, у которых в силу меньшего числа геномов возможно расширение полиморфизма за счет множественных аллелей. Ниже приведем анализ родословной сорта Пиротрикс 28, полученного от скрещивания сортов мягкой пшеницы Акмолинка 1 и Псевдогостианум 61 неизвестного происхождения [Рабинович С.В., 1972]. Сорт Акмолинка получен от скрещивания ярового канадского сорта Marquis с озимым сортом Украинка озимая. Сорт Marquis не отзывается на яровизацию ускорением колошения (см. табл. 2.8), поэтому мы можем сделать вывод, что он не мог быть донором доминантной аллели *Vrn1b* для сорта Пиротрикс 28. Следовательно, таковым мог быть только сорт Псевдогостианум 61, полученный из местного казахстанского сорта Атбасар.

Множественный аллелизм в локусе *Vrn2* у мягкой пшеницы. С множественным аллелизмом гена *Vrn2* ситуация неясна. Молекулярно-биологическим методом показано наличие двух аллельных вариантов гена [Shcherban A.B. et al., 2012], влияние которых на отзывчивость на яровизацию не может быть истолковано однозначно, так как в работе Т.Т. Efremova et al. [2011] показано сохранение различий в этих линиях и после озимого посева в условиях г. Алматы, т. е. после прохождения линиями естественной яровизации.

Цитоплазматические эффекты. Влияния цитоплазмы на проявление генов, обуславливающих яровой тип развития, в опытах большинства исследователей не обнаружено. Однако в ряде работ наблюдалось влияние цитоплазмы видов рода *Aegilops* [Палилова А.Н., 1986; Cahalan C., Law C.N., 1979]. Цитоплазма *Ae. ovata* при совмещении с ядром пшеницы

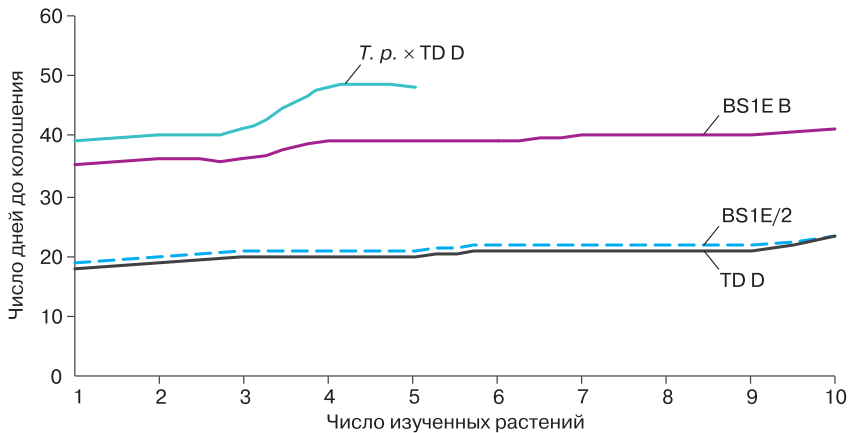


Рис. 2.7. Изучение влияния разных типов цитоплазм на скороспелость. TD D – Triple Dirk D, *T. p.* × TD D – F_1 гибридов *T. palmovae* × Triple Dirk D.

удлиняет продолжительность вегетационного периода у гибрида и увеличивает чувствительность таких растений к яровизации по сравнению с родительскими формами. При замене цитоплазмы пшеницы отмечен даже случай перехода растений от ярового типа развития к озимому [Kinoshita T. et al., 1979]. Показано, что изменение чувствительности растений к яровизации происходит и при совмещении ядра мягкой пшеницы с цитоплазмой *T. timopheevii* [Ward R.W. et al., 1983]. Колошение линий с доминантным геном *Vrn1* в цитоплазме полбы достоверно не отличается от линий с этим геном в цитоплазме мягкой пшеницы (рис. 2.7). В то же время растения F_1 гибридов всех тестерных линий в цитоплазме *Ae. squarrosa* более поздние по сравнению с родительскими изогенными линиями сорта мягкой пшеницы Triple Dirk (см. рис. 2.7). Обусловлено ли это влиянием цитоплазмы, в настоящее время определить сложно, для этого требуются дополнительные эксперименты с использованием реципрокных F_1 гибридов. К сожалению, таковые оказались нежизнеспособными.

2.3.1. Мягкая пшеница (*T. aestivum* L.) и пшеница Петропавловского (*T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* (Udacz. et Migusch.) N.P. Gontsch.)

Проблема оценки адаптивности сортов культивируемых видов растений довольно сложна прежде всего из-за того, что они “выведены” из-под жесткого действия естественного отбора и приспособлены не только к определенным природно-климатическим условиям, но и конкретным системам возделывания. По этой причине особый интерес представляет изучение наследования признаков, обладающих адаптивной ценностью у стародавних⁸ сортов, которые были более продолжительное время подвержены действию естественного отбора, чем современные коммерческие, а также у

⁸ Первые по времени создания сорта после возникновения “научной селекции”, которая определяется наличием учреждений, целенаправленно занимающихся их выведением.

местных (староместных)⁹ сортов, еще менее затронутых научной селекцией. В этом плане мировая коллекция ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (С.-Петербург) содержит уникальный материал, особенно в части сборов, проведенных многочисленными экспедициями во всех странах в 1920–1930-е гг., т. е. до появления и использования интенсивных систем возделывания в их сельском хозяйстве [Пшеницы..., 1976; Зуев Е.В., 2008]. Считается, что стародавние сорта и местные формы в результате длительного естественного и искусственного отбора лучше других приспособлены к локальным условиям произрастания и обладают оптимальной для данной местности длиной вегетационного периода. Только изменение систем земледелия вытеснило их из сельскохозяйственного производства – их заменили менее адаптивным, но более соответствующим определенным системам возделывания сортиментом. В результате этого по многим адаптивно ценным признакам, в том числе длине вегетационного периода, устойчивости и(или) толерантности к местным расам патогенов, вредителей и другим признакам, местный генофонд был обеднен. Кроме того, для решения важного для практики вопроса о селекционной ценности того или иного доминантного гена *Vrn* требуются исследования с привлечением местных стародавних сортов пшеницы, наиболее полно отражающих экотип районов их возделывания. Это вызвано тем, что коммерческие сорта пшеницы вследствие интенсивной селекции с привлечением разнообразного исходного материала различных географических зон в значительной степени связаны между собой общностью родословных [Рабинович С.В., 1972; Zeven A.C., Zeven-Hissink N.Ch., 1976; Lupton F.G.H., 1987; и др.].

При определении числа доминантных генов *Vrn* в качестве рецессивной формы использовали ряд озимых сортов различного происхождения. Изогенные по генам *Vrn1...Vrn3* линии, созданные А.Т. Pugsley на основе сорта Triple Dirk, использовали в качестве тестеров при определении аллельности доминантных генов *Vrn* у образцов и сортов гексаплоидных видов пшениц. В работе использовалась также изогенная линия Triple Dirk F с доминантным геном *Vrn4*, любезно предоставленная Dr. T. Gotoh (Япония). Разделение растений на фенотипические классы проводили в конце вегетации по ранее описанной методике [Гончаров Н.П., Коваль С.Ф., 1989; Goncharov N.P., 2004]. К яровым относили все растения, вышедшие в трубку. В случае, когда рецессивный класс меньше теоретически допустимого, результаты расщеплений не использовали для определения типа расщепления и подсчета числа генов. Однако в таких случаях исходили из предположения, что наличие нескольких озимых растений в потомстве F₂ гибридов указывает на отличие тестерной изогенной линии и исследуемого образца по анализируемому доминантному гену *Vrn*. При интерпретации полученных результатов привлекали данные о генетическом контроле признака “яровой тип развития” у коммерческих сортов мягкой пшеницы из “Каталогов...”, составленных А.Ф. Стельмахом с соавт. [Каталог..., 1987], Б.В. Ригиным с соавт. [Генотипы..., 1985], и ряда других публика-

⁹ Сорта, возделывавшиеся до появления стародавних [Малыгин Ю.Н., 1936].

Таблица 2.16

**Теоретически ожидаемые типы расщеплений,
используемые при интерпретации результатов экспериментов
по определению доминантных генов *Vrn* у изученных сортов пшениц**

Теоретически ожидаемые типы расщеплений у гибридов при скрещивании с					Соответствующие им	
рецессивным тестером		изогенными линиями			число доминантных генов <i>Vrn</i>	генотип (гаплоидный)
F_2	BC_1F_1	<i>Vrn1</i>	<i>Vrn2</i>	<i>Vrn3</i>		
3:1	1:1	Н.р.	15:1	15:1	1	<i>Vrn1vrn2vrn3</i>
3:1	1:1	15:1	Н.р.	15:1	1	<i>vrn1Vrn2vrn3</i>
3:1	1:1	15:1	15:1	Н.р.	1	<i>vrn1vrn2Vrn3</i>
15:1	3:1	Н.р.	Н.р.	63:1	2	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
15:1	3:1	Н.р.	63:1	Н.р.	2	<i>Vrn1vrn2Vrn3</i>
15:1	3:1	63:1	Н.р.	Н.р.	2	<i>vrn1Vrn2Vrn3</i>
63:1	7:1	Нет расщепления			3	<i>Vrn1Vrn2Vrn3</i>
255:1	15:1	Нет расщепления			4	<i>Vrn1Vrn2Vrn3Vrn?</i>

Н.р. – нет расщепления.

ций [Файт В.И., Стельмах А.Ф., 1993а; Джалпакова К.Д. и др., 1996], а также генкарту из работы К. Kato et al. [1988]. Ожидаемые варианты расщеплений, использованные при интерпретации полученных результатов, представлены в табл. 2.16.

Результаты выполненного нами определения генотипов по генам типа развития у местных и стародавних сортов гексаплоидных видов пшениц представлены в табл. 2.17. В исследование включен и ряд стародавних коммерческих сортов.

У большинства стародавних и местных сортов яровой тип развития контролируется только одним доминантным геном *Vrn*, в то время как у большинства современных селекционных – двумя (рис. 2.8). При примитивной технике возделывания и медленном темпе полевых работ (низкая производительность, много ручного труда) получают преимущество и закрепляются в качестве доминирующих в регионах с теплой мягкой зимой формы с широкой нормой реакции, и наблюдается большее разнообразие генотипов. Позднеспелые формы, типа двуручек, характерны для неспециализированных форм ведения сельского хозяйства. Только у 2 % современных коммерческих сортов России яровой тип развития контролируется одним доминантным геном *Vrn2*. Причем в Сибири с таким типом контроля за последние 35 лет районированы только два сорта – Омская 9 и Сибакская 3, в европейской части России – три созданных в Краснодаре сорта [Беспалова Л.А. и др., 2010]. Считается, что в Россию культура пшеницы пришла из Передней и Юго-Западной Азии [Синская Е.Н., 1969], тем не менее сорта с характерным для этих регионов доминантным геном *Vrn3* в сортименте России нами не выявлены (см. табл. 2.17, Каталог... [1987], Генотипы... [1985], [Моисеева Е.А., Гончаров Н.П., 2007]).

Определение числа генов *Vrn* и генотипов по типу развития у образцов мягкой пшеницы

Сорт или образец	№ по каталогу ВИР	Расщепление на яровые/озимые F ₂ гибридов образцов с рецессивным тестером и изогенными линиями					Генотип (гаплоидный)
		Озимый	TD D	TD B	TD E	TD F	
1	2	3	4	5	6	7	8
Япония							
Salmon	Оригинал	145:61	330:22	460:0	90:3	—	<i>Vrn2</i>
Norin 29	к-45145	91:6	255:0	125:0	68:2	—	<i>Vrn1Vrn2</i>
Китай							
Kwang ton mai	к-5149	176:70	42:3	145:14	334:0	—	<i>Vrn3</i>
	к-28470оз.	91:36	83:0	145:9	222:12	—	<i>Vrn1</i>
6644Red	к-28634оз.	63:19	165:0	62:5	139:10	—	<i>Vrn1</i>
6638Witchi Wheat	к-28628 (Сев. Ганьсу)	183:60	104:7	368:27	760:66	445:0	<i>Vrn4</i>
6713Red Bearded	к-28723	25:10	61:4	—	271:0	—	<i>Vrn3</i>
Chinese Spring	Оригинал	454:127	288:16	276:8	187:0	—	<i>Vrn3</i>
Ю-дзы-май	(оз.)	145:10	176:0	—	87:3	—	<i>Vrn1Vrn?</i>
Монголия							
10	к-8010	—	200:0	49:4	94:4	—	<i>Vrn1</i>
70	к-8035	—	200:0	364:0	—	—	<i>Vrn1Vrn2</i>
83	к-8037	—	220:0	—	—	109:5	<i>Vrn1</i>
Сибирь							
Балаганка	Оригинал	697:51	333:0	322:0	236:5	—	<i>Vrn1Vrn2</i>
Гибрид 21	То же	189:28*	94:0	159:0	98:3	188:9	<i>Vrn1</i>
Императорка		105:6	209:0	218:0	161:2	—	<i>Vrn1Vrn2</i>
Мильтурум 321	Оригинал	—	36:0	286:0	138:5	—	<i>Vrn1Vrn2</i>
Мильтурум 553	к-34705	101:39	149:0	561:0	60:1	—	<i>Vrn1Vrn2</i>
Новосибирская 67	Оригинал	192:13	483:0	369:0	—	—	<i>Vrn1Vrn2</i>
WAG 8226		135:33	306:0	—	—	—	<i>Vrn1</i>

Новосибирская 20		138:11		188:0	–		<i>Vrn2Vrn2</i>
Омская 9		–	69:4	136:0	–	–	<i>Vrn2</i>
Сибирка 294		–	171:0	136:0	–	146:2	<i>Vrn1Vrn2</i>
Сибирка		103:9	224:0	137:0	116:5	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Ярцевская							
Скороспелка	к-9611	138:11	94:0	232:0	285:5	390:8	<i>Vrn1Vrn2</i>
Тулун 3А/32		117:47	60:0	–	88:5	–	<i>Vrn1</i>
Тулун 14h68	к-28366	144:12	108:0	259:0	119:8	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Цезиум 111	к-22239	89:9	90:0	186:0	31:1	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Тува							
	к-31030	136:12	136:0	125:0	89:2	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Казахстан							
Пиротрикс 28		270:12	152:0	880:0	–	–	<i>Vrn1bVrn2</i>
АНК-20В		148:9	131:0	178:0	–	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Сурхак юбилейный		–	71:5	–	78:0	181:12	<i>Vrn3</i>
<i>T. tim</i> /8*С.29		136:12	226:0	–	168:3		<i>Vrn1Vrn</i>
Индия							
Pusa 4	к-6414	181:12	50:0	–	132:0	–	<i>Vrn1Vrn3</i>
Pusa 12	к-23567	–	146:0	–	107:0		<i>Vrn1Vrn3</i>
Пакистан							
Dehak Penjabe		99:40	17:1	209:14	77:0	–	<i>Vrn3</i>
Афганистан							
	к-12605	–	67:0	47:3		21:2	<i>Vrn1</i>
	к-12879.	142:6:6	364:0	–	271:0	–	<i>Vrn1Vrn3</i>
Саудовская Аравия							
Сандия	к-25851	50:5	92:0	41:0	143:2	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Хинт-эль-Шорк	к-25853	20:11	68:0	–	74:1	–	<i>Vrn1</i>
	к-25854	66:7	130:0	–	225:0	–	<i>Vrn1Vrn3</i>
	к-25856	124:9	74:0	7694	136:10	–	<i>Vrn1Vrn</i>
	к-30043	–	–	90:7	97:0	–	<i>Vrn3</i>

1	2	3	4	5	6	7	8
Турция							
Яз. Бугда		–	159:0	–	116:8	–	<i>Vrn1</i>
Язнык	к-21043	17:5 (BC ₁ F ₁)	95:0	261:0	146:7	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
	к-20956	63:3	–	310:0	84:4	131:2	<i>Vrn1?Vrn2</i>
	к-20957	–	90:0	130:8	42:2	127:7	<i>Vrn1</i>
Угумет	к-21101	31:11	212:0	–	187:13	–	<i>Vrn1</i>
Коджа Бугдай		–	95:7	221:0	325:11	–	<i>Vrn2</i>
Таджикистан							
Бабило	к-35760	34:3	65:5	79:5	1566:0	172:12	<i>Vrn3</i>
Таджикская 13	Линия а	110:9	147:0	171:0	113:5	153:3	<i>Vrn1Vrn2</i>
	к-31284	72:4	98:0	–	285:0	–	<i>Vrn1Vrn3</i>
	к-31289	130:25	341:0	143:2	172:0	–	<i>Vrn1 Vrn3</i>
Киляк		180:13	89:0	196:4	1951:0	–	<i>Vrn1Vrn3</i>
	к-31332	–	246:0	–	287:0	–	<i>Vrn1Vrn3</i>
	к-31342	–	246:0	–	287:0	181:5	<i>Vrn1Vrn3</i>
	к-31361	40:11	135:0	–	21:2	–	<i>Vrn1</i>
	к-31512	91:6	73:0	101:3	–	114:2	<i>Vrn1Vrn3?</i>
	к-55559	–	–	–	35:0	59:2	<i>Vrn3</i>
	к-55565	–	58:0	40:3	41:3	–	<i>Vrn1</i>
	к-55568	124:11	47:0	55:0	155:2	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Узбекистан							
Бухара Аби	к-35374 <i>erloc.</i>	142:11	374:0	–	214:0	–	<i>Vrn1Vrn3</i>
	к-35374 <i>alb.</i>	41:9	204:0	73:6	–	–	<i>Vrn1</i>
Самарканд							
	к-35446	–	163:0	–	344:0	244:5	<i>Vrn1Vrn3</i>
Туркмения							
Ак Бугдай		138:54	–	–	433:0	–	<i>Vrn3</i>
Россия							
Гирка	к-32666	–	92:0	189:0	–	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
		165:15	158:0	151:0	–	–	<i>Vrn1Vrn2</i>

Русак	к-11373	185:11	343:0	19:0	165:4	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Ноэ селекционное	к-20349	85:26	184:0	–	156:11	–	<i>Vrn1</i>
Саратовская 29		545:31	190:0	276:0	126:2	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Родина		–	18:0	39:0	–	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Армения							
Галгалос		–	59:0	–	125:9	–	<i>Vrn1</i>
Италия							
Carosella	к-26548	119:38	163:0	220:16	127:7	119:9	<i>Vrn1b</i>
Florio			–	78:6	161:0	–	<i>Vrn3</i>
Местный	к-19953	6:1	96:8	177:0	34:2	–	<i>Vrn2</i>
Quaderna		47:18	115:0	–	180:10	–	<i>Vrn1</i>
Mentana		–		101:6	77:0	–	<i>Vrn3</i>
Испания							
San monde Alba		–	207:0	131:0	–	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
Югославия							
101 1/4		–	–	42:0	123:9	–	<i>Vrn2</i>
Osijek	к-34914	–	25:0	110:6	–	–	<i>Vrn1</i>
Франция							
Japhet	к-6025	143:48	97:8	105:0	79:7	–	<i>Vrn2</i>
Чехословакия							
Postelberger Wechselweizen 61		109:36	–	120:0	–	–	<i>Vrn2</i>
Wechselweizen	к-27062	–	265:5	–	78:5	93:6	<i>Vrn2</i>
Чешска Пресивка		151:55	–	225:0	–	–	<i>Vrn2</i>
Česka Presivka	к-10027	141:55	–	224:0	–	–	<i>Vrn2</i>
Posterbergerst 58	к-39747	163:57	–	192:0	–	–	<i>Vrn2</i>
Dobrovitzner (II)		72:22	–	122:0	–	–	<i>Vrn2</i>
Болгария							
Sadovka		93:28	–	165:0	–	–	<i>Vrn2</i>
Австрия							
	к-47809	66:5	950:0	40:0	–	–	<i>Vrn1Vrn2</i>

1	2	3	4	5	6	7	8
Португалия							
S-615		209:9	104:0	294:0	210:5	125:5	<i>Vrn1Vrn2</i>
Швеция							
Rang		31:10	91:0	–	–	–	<i>Vrn1</i>
Германия							
Peko		–	–	212:0	–	102:2	<i>Vrn1?Vrn2</i>
США							
Red Chaff		–	69:6	67:0	64:5	–	<i>Vrn2</i>
Канада							
RFO		17:6	70:0	–	–	–	<i>Vrn1</i>
Thatcher		146:50	53:0	–	–	–	<i>Vrn1</i>
Thatcher Blue		–	113:0	–	177:5	–	<i>Vrn1</i>
Selkirk		81:24	149:0	–	–	–	<i>Vrn1</i>
Аргентина							
TSG-1	к-35961	61:26	110:8	3:0	107:8	124:9	<i>Vrn2</i>
Мексика							
Anahuac F75		51:15	73:0	141:7			<i>Vrn1</i>
Jupateco 73		–	354:0	25:2		–	<i>Vrn1b</i>
Sonora 64		–	468:0	–	144:0	–	<i>Vrn1Vrn3</i>
Австралия							
Gabo-2		46:3	339:0	–	–	256:0	<i>Vrn1Vrn4</i>
Federation		–	–	170:0	–	65:5	<i>Vrn2</i>

TD – Triple Dirk;

* – недостоверно $\chi^2_{0,05} = 3,84$;

? – генотип однозначно не определен.

Прочерк в таблице означает, что комбинация не изучалась.

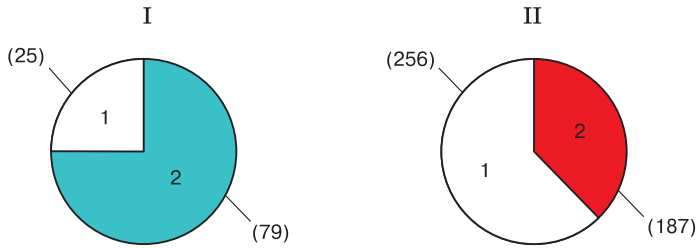


Рис. 2.8. Число сортов с моно- (1) и дигенным (2) контролем ярового типа развития (I – местные сорта; II – коммерческие).

Современные коммерческие сорта теряют позднеспелость и становятся все более и более скороспелыми либо озимыми. И в том и в другом случае созревание у них заканчивается значительно раньше. Это позволяет “разнести” по времени ряд сельскохозяйственных работ (заготовка сена и уборка яровых) и лучше подготовить почву к следующему сезону. Изменение частот генотипов во времени (рис. 2.9) в конце концов приводит к сужению диапазона внутрисортовой изменчивости и широты их реакции на условия среды. Если просуммировать данные по определению генотипов сортов по генам *Vrn* из работ [Генотипы..., 1985; Каталог..., 1987; Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 1994; Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999; и др.], то в коммерческих сортах частоты встречаемости доминантных генов следующие: *Vrn1* обнаружен у 80 %, *Vrn 2* – у 64 % сортов, *Vrn3* – у 18 %, *Vrn4* и *Vrn5* – не обнаружены. На рис. 2.10, 2.11 представлены частоты встречаемости генов *Vrn* у местных сортов (данные из: [Генотипы..., 1985] и табл. 2.17) в сравнении с селекционными (суммарные данные из: Каталог... [1987], Н.П. Гончаров, Р.Ф. Гайдаленок [1994]; К.Д. Джалпакова и др. [1986], табл. 2.17 и др.). Достоверность разницы между частотами генотипов по генам у разных групп сортов оценивали G-тестом, согласно Е. Weber [1986].

Как видно, по частотам встречаемости доминантных генов *Vrn* регионы Европы и Азии в большинстве случаев достоверно отличаются между собой (табл. 2.18). Причем местные и селекционные сорта рассмотренных регионов по частотам доминантных генов *Vrn* также достоверно отличаются между собой для Центральной Европы и для Среднеазиатских республик бывшего СССР (см. диагональ табл. 2.18).

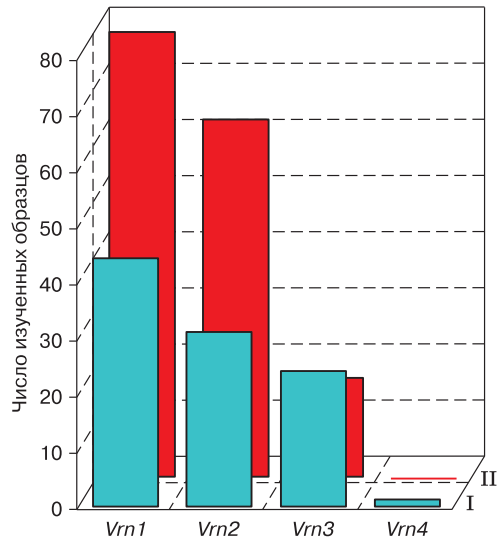


Рис. 2.9. Частоты встречаемости доминантных генов *Vrn* в стародавних (I) и коммерческих (II) сортах мягкой пшеницы.

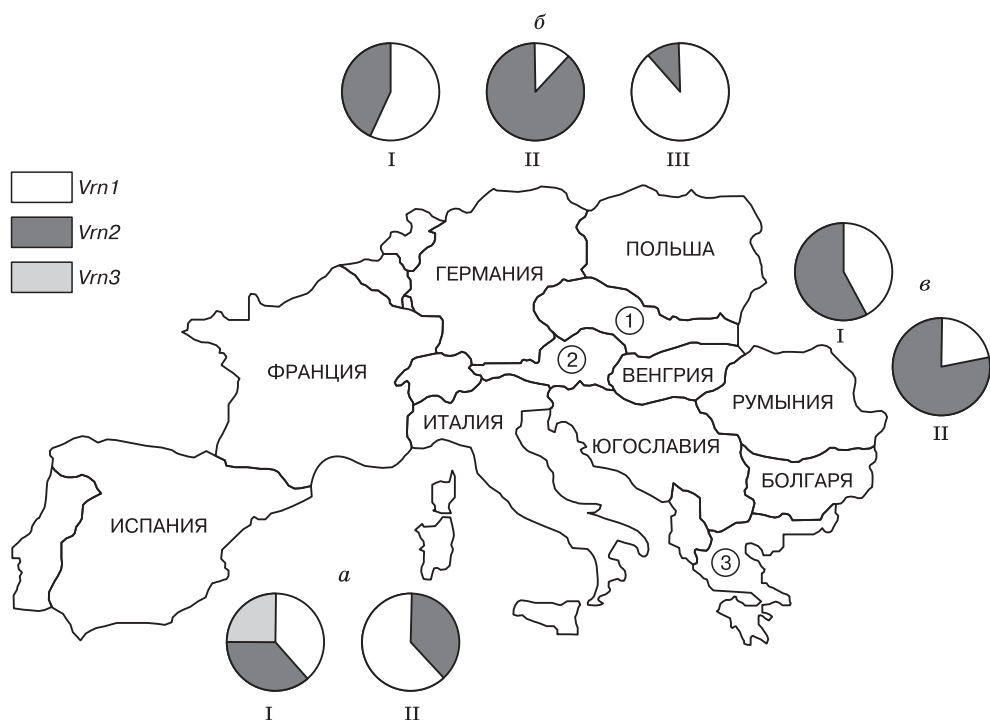


Рис. 2.10. Распределение генотипов местных (I) и коммерческих (II) сортов мягкой пшеницы и тетраплоидных видов пшениц (III) по генам *Vrn* в Европе:

а – Южная Европа; б – Центральная Европа; в – Восточная Европа.

Цифры в кружках: 1 – бывшая Чехословакия; 2 – Австрия; 3 – Греция.

По нашим данным, очень высока встречаемость доминантного гена *Vrn3* в аборигенных сортах Горно-Бадахшанской АО (Республика Таджикистан), Узбекистана, Китая, Афганистана, Индии и Саудовской Аравии. Доминантный ген *Vrn4* обнаружен нами у единственного образца из Китая. Более подробно полученные результаты будут рассмотрены ниже в связи с геногеографией *Vrn* в разд. 2.6.

Гипотеза о возрастании процента яровых образцов с увеличением времени культивирования подтверждается результатами изучения пшеницы *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi*, 100 % образцов которой – яровые (см. табл. 2.3).

У большинства из образцов *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* яровой тип развития контролируется доминантным геном *Vrn1* (табл. 2.19). Только у одного образца нами обнаружен доминантный ген *Vrn3*, который мы на основании данных по изучению мягкой пшеницы считаем характерным для Китая. В то же время доминантный ген *Vrn1* не является характерным для местного стародавнего сортимента этого региона. Этому феномену могут быть две причины: 1) происхождение *T. aestivum* ssp. *petropavlov-*

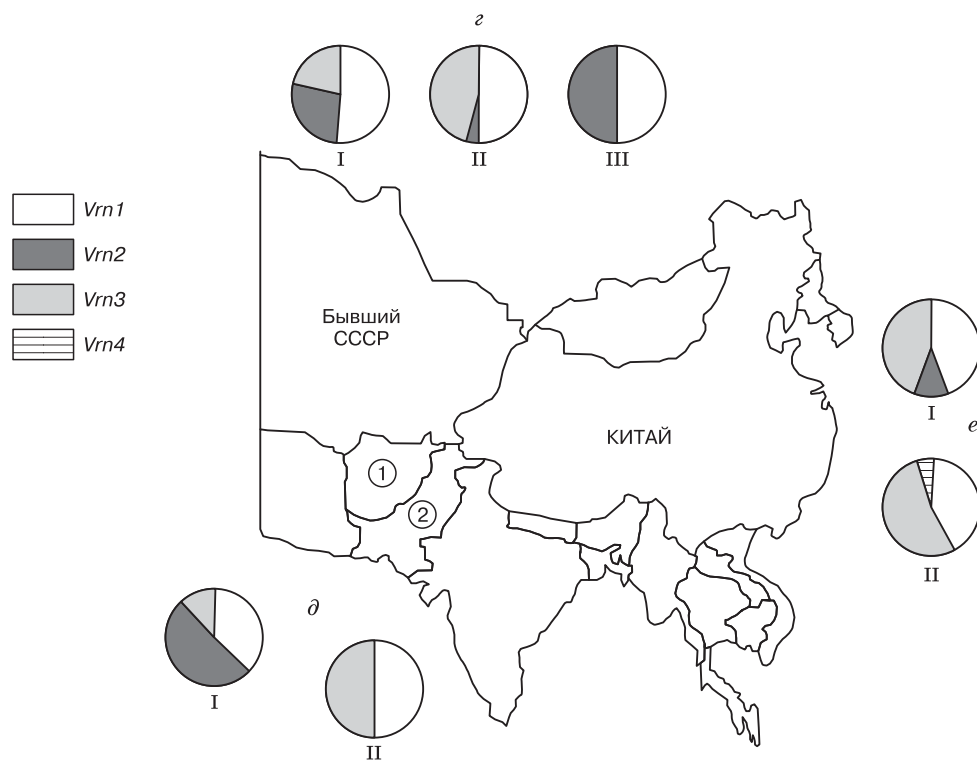


Рис. 2.11. Распределение генотипов местных (I) и коммерческих (II) сортов мягкой пшеницы и тетраплоидных видов пшениц (III) по генам *Vrn* в Азии: ε – Казахстан + Таджикистан + Узбекистан, ∂ – Афганистан + Пакистан, e – Китай. Цифры в кружках: 1 – Афганистан; 2 – Пакистан.

Таблица 2.18

Сравнение частот генотипов по генам *Vrn* селекционных (над диагональю) и местных (под диагональю) сортов

Регион	<i>a</i>	<i>б</i>	<i>в</i>	ε	∂	<i>e</i>
<i>a</i>	5,2	28,3**	6,5	20,4**	7,8	11,7
<i>б</i>	2,6	15,0**	4,0	31,3**	26,9**	50,1**
<i>в</i>	0,1	2,7	2,9	16,0*	9,3	18,2**
ε	19,4**	22,2**	18,1**	18,1**	3,0	9,4
∂	7,6*	6,9	3,6	6,4	5,9	10,0*
<i>e</i>	16,0**	20,0**	18,1**	12,2*	1,1	4,9

Примечание. По диагонали жирным шрифтом – значения χ^2 для различий генотипов по частотам генов *Vrn* между коммерческими и местными сортами одних и тех же регионов. Значения χ^2 , отмеченные одной или двумя звездочками, значимы при 5%-м и 1%-м уровне соответственно; *a–e* – см. рис. 2.10, 2.11.

Таблица 2.19

Определение числа доминантных генов *Vrn* и генотипов по типу развития у образцов пшеницы Петропавловского

№ по каталогу ВИР или Kyoto Univ.	Получено в F ₂ гибридов с					Генотип (гаплоидный)
	озимый	TD D	TD B	TD E	TD F	
к-43351	145:24*	100:0	—	—	—	<i>Vrn1</i>
к-43376	—	98:0	39:1гк	273:0	89:2	<i>Vrn1Vrn3</i>
к-44126	26:6	130:0	37:4	—	—	<i>Vrn1</i>
к-51763	19:4	167:0	—	—	—	<i>Vrn1</i>
к-51764	—	123:0	68:5	—	74:5	<i>Vrn1</i>
Xinjiang Wheat	—	392:0	152:1	183:0	—	<i>Vrn1Vrn3</i>
KU 501	—	323:0	41:0	—	—	<i>Vrn1</i>
KU 502	—	489:0	61:1	274:0	—	<i>Vrn1Vrn3</i>
KU 503	—	220:0	150:0	—	—	<i>Vrn1Vrn2</i>

Примечание. TD – Triple Dirk; прочерк – комбинация не изучалась; * – соотношение яровые–озимые; гк – гибридный карлик.

skyi с участием европейских форм пшеницы, 2) ее возделывание в районах (Китайское Припамирье), для которых наличие доминантного гена *Vrn3* не является характерным.

2.3.2. Настоящая полба (*T. spelta* L.)

Ветвистоколосая спельта *T. vavilovii* является первым по времени открытия описанным в Азии видом спельты. Вероятно, это один из древнейших видов, так как его биоразнообразие представлено только озимыми формами. У более эволюционно “молодого” вида *T. spelta* только 21 % образцов являются озимыми, причем они представляют как европейский, так и азиатский регионы.

В Европе яровые образцы настоящей полбы до последнего времени встречались в Астурии (Испания). Германские яровые образцы относятся к сборам начала XX в. Позже, до середины XX в., в Тироле и Баварии возделывались только озимые формы [Жуковский П.М., 1985а]. Результаты определения числа доминантных генов *Vrn*, контролирующих яровой тип развития у образцов азиатского и европейского подвидов спельты (настоящей полбы), представлены в табл. 2.20.

Среди всех изученных образцов спельты только образцы из Ирана и Таджикистана имеют доминантный ген *Vrn3*. Этот ген выявлен и у образца KU 3401, принадлежащего азиатскому подвиду, происхождение которого, однако, ошибочно указано “Европа”. К сожалению, коллекция азиатского подвида спельты очень малочисленна, так как сборы спельты из этого региона относятся только к 1969 г., когда она была обнаружена в Исфаринском районе Ленинабадской области [Удачин Р.А., 1981], и представлены в основном озимыми формами.

Таблица 2.20

**Определение числа генов *Vrn* и генотипов по типу развития
у образцов спелты**

Сорт, образец	№ по каталогу ВИР	Расщепление на яровые–озимые F ₂ гибридов образ- цов с рецессивным тестером и изогенными линиями					Генотип (гаплоид- ный)
		озимый	TD D	TD B	TD E	TD F	
1	2	3	4	5	6	7	8
Азия							
	к-152 KU 3401	– 204:15	352:0 236:0	133:10 –	– 401:0	– –	<i>Vrn1</i> <i>Vrn1Vrn3</i>
Азербайджан							
	к-45364	25:10	91:0	53:5	–	–	<i>Vrn1</i>
	к-45366	7736-38	230:0	?	95:3		<i>Vrn1</i>
	к-45368	27:3	260:0	291:0	246:4	75:5	<i>Vrn1Vrn2</i>
Таджикистан							
	к-53660	131:8	162:0	214:2	323:0	–	<i>Vrn1Vrn3</i>
Япония							
Мутант	КТ-19-1	67:8	–	342:0	–	–	<i>Vrn2</i>
Европа							
Швейцария							
	к-19097 б/о	–	205:0	–	34:5	–	<i>Vrn1</i>
	к-19097 ост.	49:19	52:0	–	–	–	<i>Vrn1</i>
Германия							
Roter	к-1728	166:66	–	250:0	–	–	<i>Vrn2</i>
	к-1731	–	93:5	95:0	–	116:9	<i>Vrn2</i>
	к-6535	–	115:7	241:0	–	41:3	<i>Vrn2</i>
	к-6536	–	98:7	85:0	–	–	<i>Vrn2</i>
	KU 3415	201:56	154:11	440:0	–	–	<i>Vrn2</i>
	KU 3417	156:44	333:0	114:5	–	–	<i>Vrn1</i>
Югославия							
	к-24724	–	55:3	11:0	–	–	<i>Vrn2</i>
Польша							
	к-15013	91:18	141:6	332:0	–	78:4	<i>Vrn2</i>
Латвия							
	к-19092 ост.	–	521:0	44:0	106:2	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
	к-19092 б/о	21:6	300:0	123:0	8:2	–	<i>Vrn1 Vrn2</i>
Украина							
	к-19373	92:33	164:13	477:0	134:9	–	<i>Vrn2</i>
Испания							
	к-20495	52:5	228:0	305:0	–	–	<i>Vrn1Vrn2</i>
	к-20579	96:31	8071	35:0		–	<i>Vrn2</i>
	к-20538Hg	43:8	135:0	238:11	15:2	–	<i>Vrn1</i>
Испания							
	к-20569	–	50:0	60:3	–	–	<i>Vrn1</i>
	к-20625	132:59	118:0	263:17	–	–	<i>Vrn1</i>

Окончание табл. 2.20

1	2	3	4	5	6	7	8
США							
	к-5219	45:13	64:4	126:0	–	–	<i>Vrn2</i>
<i>T. yunnanense</i> (iron glume wheat)							
	KU 504	106:22*	109:3	15:1	84:0	–	<i>Vrn3</i>
	KU 506	41:5	113:0	–	40:0	132:36	<i>Vrn1Vrn3</i>
	KU 507	55:24	125:8	118:24*	198:0	–	<i>Vrn3</i>

Примечание. TD – Triple Dirk; прочерк означает, что комбинация не изучалась; ? – генотип однозначно не определен; недостоверно $\chi^2_{0,05} = 3,84$.

Большинство европейских образцов – 12 из 25 изученных (48,0 %) – имеют доминантный ген *Vrn2*. Наши данные несколько отличаются от таковых G. Nilsson-Leissner [1925], показавшего, что у европейских образцов *T. spelta* яровой тип развития контролируется двумя неаллельными доминантными генами A и B. У изученных нами образцов только у 6 из 25 (24,0 %) яровой тип развития контролировался дигенно. Все три изученных образца из Азербайджана имеют доминантный ген *Vrn1*, причем один из них – в паре с *Vrn2*. Кроме того, тип колоса этих образцов значительно менее грубый, чем у других образцов азиатского подвида, что косвенно свидетельствует о европейских корнях их происхождения.

Все изученные образцы *T. yunnanense* имеют доминантный ген *Vrn3*, что косвенно свидетельствует об их китайском происхождении.

2.3.3. Шарозерная пшеница (*T. sphaerococcum* Perc.) и пшеница свайных построек (*T. antiquorum* Heer ex Udacz.)

Как и *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi*, гексаплоидные виды *T. antiquorum* и *T. sphaerococcum* в изученной нами коллекции представлены только яровыми образцами (см. табл. 2.3). В настоящее время сортимент последнего вида представлен в генбанках исключительно из районов Северной Индии (Южный Пенджаб) и Южного Пакистана (Северный Пенджаб), впервые охарактеризованных J. Percival [1921].

Результаты изучения генетического контроля ярового типа развития у *T. antiquorum* и *T. sphaerococcum* даны в табл. 2.21. Видим, что у всех изученных образцов обоих видов он контролируется моногенно, причем у последнего вида – в основном доминантным геном *Vrn4*. Впервые внимание на то, что образец *T. sphaerococcum* разновидности *rotundatum* Perciv. имеет неаллельный северным скороспелкам ген, контролирующий яровой тип развития, обратил Р.М. Карамышев [1950]. Такие же результаты получены М.П. Аладовой [1960], изучившей F₂ гибридов от скрещивания сорта Таежная 4 с образцом к-33757 *T. sphaerococcum* из Пакистана. Из всех других изученных гексаплоидных видов пшениц доминантный ген *Vrn4* нами был обнаружен только у одного образца мягкой пшеницы Witchi Wheat из провинции Ганьсу (Китай) (см. табл. 2.17).

Таблица 2.21

**Определение числа генов *Vrn* и генотипов по типу развития у образцов
T. antiquorum и *T. sphaerococcum***

№ по катало- гу ВИР	Получено в F ₂ гибридов с рецессивным тестером и изогенными линиями					Генотип (гаплоид- ный)
	озимый	TD D	TD B	TD E	TD F	
<i>T. antiquorum</i>						
к-56398	88:27	92:9	83:0	24:3	196:11	<i>Vrn2</i>
<i>T. sphaerococcum</i>						
Индия						
к-5498	—	35:2	155:8	69:7	81:0	<i>Vrn4</i>
к-13174	45:13	—	232:18	—	225:0	<i>Vrn4</i>
к-23790	100:26	72:7	170:10	242:19	324:0	<i>Vrn4</i>
к-23822	—	—	269:21	78:5	143:0	<i>Vrn4</i>
к-33750	—	62:10	106:3	—	121:0	<i>Vrn4</i>
к-33756	—	—	—	—	212:0	<i>Vrn4</i>
633	—	—	—	67:44	58:0	<i>Vrn4</i>
632	—	—	—	44:13	94:0	<i>Vrn4</i>
Пакистан						
к-14967	—	—	—	—	206:0	<i>Vrn4</i>
к-23769	—	—	—	—	154:0	<i>Vrn4</i>
к-23824	124:35	86:9	112:0	78:5	139:6	<i>Vrn2</i>
к-33767	—	—	—	—	109:0	<i>Vrn4</i>
к-46453	—	238:7	—	—	219:0	<i>Vrn4</i>

Примечание. TD – Triple Dirk; прочерк означает, что комбинация не изучалась.

Приведенные выше результаты позволяют нам сделать вывод о наличии у гексаплоидных пшениц пяти доминантных генов ярового типа развития. Показано, что один из них (*Vrn1*) имеет множественные аллели, и еще один (*Vrn5*) обнаружен только в замещенной линии Chinese Spring/Норе 7В и не выявлен ни у одного из изученных сортов мягкой пшеницы [Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 1994].

2.3.4. Эгилопс Вавилова (*Ae. vavilovii* (Zhuk.) Chenn.) и другие виды секции *Vertebrata*

Выделение вида *Ae. vavilovii* из гексаплоидной *Ae. crassa* довольно условно – по типу ломкости колоса. Считают, что у *Ae. crassa* 6× колос после созревания разваливается на сегменты, а у *Ae. vavilovii* отпадает целиком [Chennaveeraiah M.S., 1960] (см. рис. 1.27). Так как неоднократно было показано (см., например, П.А. Гандилян [1980]), в том числе и в наших экспериментах, что разделение по этому признаку на виды весьма условно, то в настоящей работе мы использовали обозначения, под которыми эти виды получены нами из коллекций.

Таблица 2.22

Определение числа доминантных генов *Vrn* у к-1767 *Ae. vavilovii*

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	яровых	озимых	3:1	15:1
к-1349 × к-1767	66	13	3,08	14,04

В некоторых комбинациях скрещивания в F₂ гибридов *Ae. vavilovii* мы наблюдали полную стерильность. Например, у четырех растений F₁ гибридов озимого образца к-1344 на яровой к-2333 не было получено ни одного зерна. В комбинации скрещивания к-665 *Ae. crassa* на к-1618 *Ae. vavilovii* в F₂ гибридов проросло только шесть зерен. Вероятно, эти образцы относятся к разным видам. Результаты изучения наследования ярового типа развития в гибридной комбинации к-1349 × к-1767 *Ae. vavilovii* представлены в табл. 2.22. У образца к-1767 он контролируется моногенно доминантным геном. Выделение образца с моногенным контролем позволяет начать исследования типа развития у этого гексаплоидного вида.

2.4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДОВАНИЕ ТИПА РАЗВИТИЯ У ТЕТРАПЛОИДНЫХ ПШЕНИЦ И ЭГИЛОПСОВ

Генетика типа развития интенсивно изучалась только у гексаплоидных пшениц [Генотипы..., 1985; Каталог..., 1987; Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999; и др.]. У тетраплоидных видов изучению наследования признака были посвящены единичные исследования [Bozzini A., Giorgi B., 1971; Kuspira J., Millis L.A., 1967]. Вероятно, причинами, по которым сдерживалось проведение таких исследований, были:

- 1) слабая генетическая изученность тетраплоидных видов пшениц;
- 2) отсутствие ярко выраженных озимых форм у возделываемых тетраплоидных видов;
- 3) низкая адаптивность основного возделываемого тетраплоидного вида *T. durum* и, как следствие, слабая генетическая изученность признака “яровость–озимость” у этого вида.

П.М. Жуковский [1971] выделял у *T. durum* только восемь экотипов (четыре из которых возделываются в Закавказье), в то время как для мягкой пшеницы он выделяет двадцать экотипов. Полагаем, что интенсивное изучение генетики типа развития у *T. durum* поможет в решении вопроса повышения адаптивности этого вида.

Генетический анализ основывается на определении числа генов, контролирующих признак. Для этой цели используются рецессивные формы. В отличие от *T. aestivum* подавляющее большинство образцов *T. durum* являются яровыми [Дорофеев В.Ф., 1969; Goncharov N.P., 1998]. Одной из первых работ, в которых были охарактеризованы ресурсы твердой пшеницы “осеннего сева”, была публикация К.А. Фляксбергера [1917]. М.М. Якубцинер [1966] выделяет образцы к-35116 из Дагестана и к-16756 из Нахичевани как обладающие наиболее выраженной “степенью озимос-

ти". Оба эти образца были единственными среди изученных озимых образцов твердой пшеницы, которые не выколашивались без яровизации при посеве в полевых условиях и в экспериментах А.А. Уколова, В.А. Пухальского [1964]. Позже было подтверждено наличие озимых твердых пшениц только в Закавказье [Дорофеев В.Ф., 1969; Goncharov N.P., Kondratenko E.Ja., 1998]. Характеристика двух из них – к-35116 и Сары Бугда – дана в табл. 2.4. Оба они имеют “сильную” аллель доминантного гена *Ne1*, обуславливающую комплементарно с геном *Ne2* гибридный некроз. В первых же изученных комбинациях скрещивания к-35116 на к-17787 (Кипр), к-35116 на к-17784 (Кипр), к-35116 на Stewart (Канада), к-35116 на Cypress (Турция) и в комбинации скрещивания сорта Сара Бугда *T. durum* (Северный Кавказ) на сорт Балаганка *T. aestivum* из бывшей Иркутской губернии был обнаружен гибридный некроз. (Известно, что генотип сорта Балаганка по генам гибридного некроза – *Ne2Ne2* [Pukhalskiy V.A. et al., 2000].) Так как частота доминантного гена *Ne2* у яровых образцов твердой пшеницы довольно высока, то в работе мы вынуждены были провести поиск озимых образцов у других тетраплоидных видов.

Озимые формы обнаружены в коллекции образцов *T. dicoccum*. Эксперименты позволили выявить следующие озимые образцы (все они включали в себя только озимые растения): к-19356, к-19361, к-19377 (Украина); к-14292 (Швейцария); к-20747, к-20748, Krausei (к-20749), к-20750 (Германия); к-29604 (Чехословакия); к-15000, к-15009, к-15011, к-15016 (Польша); Pira iz Kosevja (к-38817), Krupnik (к-38915) (Югославия); к-45843 (Румыния); к-35926 (Болгария); к-11398, к-20546, Aberzuza (к-21169), Ochagarra (к-21172), Ustassor (к-21174), к-21176, Zabala (к-21177), Berrio plano (к-21181), Roncal (к-21182), Sarosa (к-21184), к-21186, Escanoba (к-21276), Escangia Eslanga (к-21278), к-21280, Erice (к-21287), к-21301 (Испания); Zatioba (к-21307), Farro (к-21309), Farrona (к-21310), Farrona (к-21419) (Италия); Black Winter Emmer (к-13083), Black Winter Emmer (к-13901), Black Winter Emmer (к-14930) (США). Одна из них, а именно Black Winter Emmer (к-14930), была нами включена в дальнейшие эксперименты в качестве линии-тестера. Ранее этот сорт был изучен R.G. Flood [1983]. Доминантный ген *Ne1* у него нами не обнаружен. Таким образом, была решена проблема с поиском рецессивного тестера для изучения генетического контроля типа развития у тетраплоидных видов пшениц.

Позднее на базе этого сорта нами были созданы изогенные линии BS1E (Black Spring *Vrn1* Emmer) и BS2E (Black Spring *Vrn2* Emmer) (табл. 2.23). В качестве доноров доминантных генов *Vrn* использованы изогенные линии, созданные А.Т. Pugsley на сорте мягкой пшеницы Triple Dirk.

Результаты изучения дат колошения изогенных линий Black Winter Emmer в сравнении с таковыми сорта мягкой пшеницы Triple Dirk представлены на рис. 2.12. Видим, что независимо от уровня пloidности линии с одними и теми же доминантными генами *Vrn* по датам колошения достоверно не отличаются (значение критерия Стьюдента $t = 1,19$ для пары Triple Dirk D и BS1E и $t = 1,28$ для пары Triple Dirk B и BS2E. Число степеней свободы $\nu = 18$ для обеих изученных пар).

Таблица 2.23

Анализ и идентификация доминантных генов *Vrn* у изогенных линий, созданных на сорте Black Winter Emmer (по: [Goncharov N.P., 1999])

Комбинация скрещивания	Число растений в F ₂ гибридов		Ожидаемое отношение	χ^2
	яровых	озимых		
F ₂ Black Winter Emmer × BS1E	23	7	3:1	0,04
BC ₁ F ₁ Black Winter Emmer × BS1E	16	16	1:1	0
F ₂ BS1E × Triple Dirk D	45	0	1:0	–
F ₂ Black Winter Emmer × BS2E	60	26	3:1	1,26
BC ₁ F ₁ Black Winter Emmer × BS2E	12	13	1:1	0,04
F ₂ BS2E × Triple Dirk B	72	0	1:0	–
F ₂ BS1E × BS2E	114	5	15:1	0,85

Примечание. BS1E – Black Spring *Vrn1* Emmer; BS2E – Black Spring *Vrn2* Emmer.

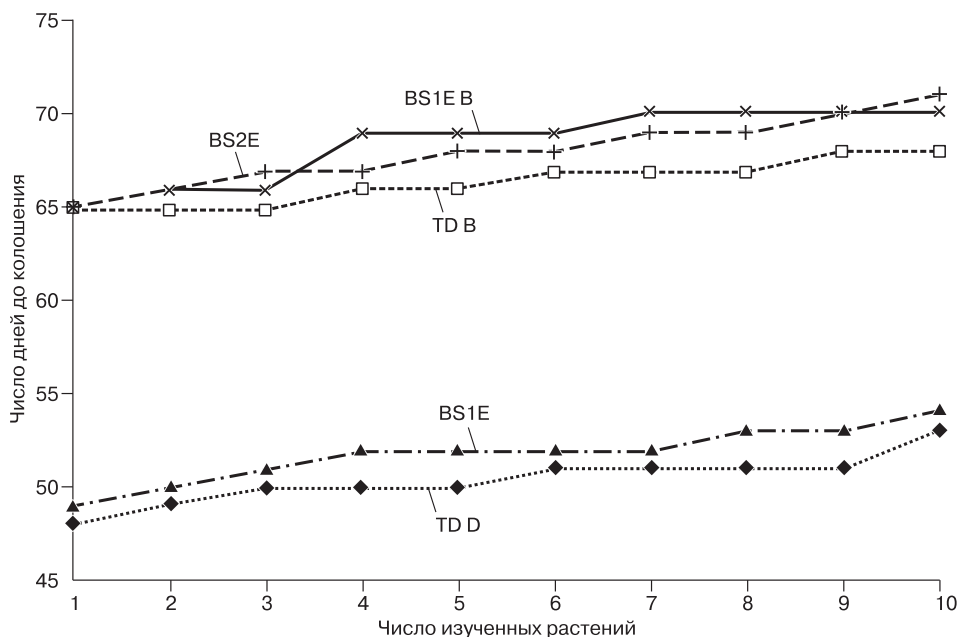


Рис. 2.12. Дни до колошения изогенных по генам *Vrn* линий *T. dicoccum* и мягкой пшеницы (по: [Goncharov N.P., 1999]).

TD D – Triple Dirk D (*Vrn1Vrn1 vrn2vrn2 vrn3vrn3 vrn4vrn4*);

TD B – Triple Dirk B (*vrn1vrn1 Vrn2Vrn2 vrn3vrn3 vrn4vrn4*);

BS1E – Black Spring *Vrn1* Emmer (*Vrn1Vrn1 vrn2vrn2*);

BS1E B – Line B of Black Spring *Vrn1* Emmer (*Vrn1^{dic}Vrn1^{dic} vrn2vrn2*);

BS2E – Black Spring *Vrn2* Emmer (*vrn1vrn1 Vrn2Vrn2*).

2.4.1. Твердая пшеница (*T. durum* Desf.)

Из литературы нам известны только четыре работы по изучению типа развития у твердой пшеницы. Е.А. Кобальтова [1930] в межвидовом скрещивании озимой мягкой и яровой твердой пшениц не получила четких результатов. А. Bozzini, В. Giorgi [1971] показали, что хромосомы 5A, 2B, 7B ярового сорта твердой пшеницы Sagetti обуславливают скороспелость, а хромосомы 1A, 7A и 5B – позднеспелость. J. Kuspira, L.A. Millis [1967] определили, что у сорта Caid Elise яровой тип развития контролируется двумя доминантными генами, которые были ими локализованы в хромосомах 5A и 5B. Т.К. Лепин [1960] определил, что изученные им образцы *T. durum* имеют доминантный ген, не аллельный таковому образцу к-7106 *T. carthlicum*.

Результаты определения числа доминантных генов *Vrn* у образцов твердой пшеницы представлены в табл. 2.24. В качестве тестеров для доминантного гена *Vrn1* кроме линии BS1E использовали образец полбы Bastard, также имеющий доминантный ген *Vrn1*, но отличающийся от линии BS1E большей позднеспелостью (см. рис. 2.12). Это позволило проводить скрещивания для получения гибридов в течение продолжительного времени. Расщепление на яровые–озимые формы изучали в F_2 гибридов, причем с озимым сортом Black Winter Emmer у части образцов изучали также расщепление в анализирующем скрещивании, обозначенное в табл. 2.23 как BC₁F₁.

Ни у одного из изученных нами образцов твердой пшеницы яровой тип развития не контролируется иным, чем доминантные *Vrn1* или *Vrn2*, геном. Исключение составляет линия сорта Кристалл с интрогрессированным из мягкой пшеницы доминантным геном *Vrn4*. У ряда образцов признак определяется дигенно. Сорт Алтайка получен в результате многократного индивидуального отбора из сорта Харьковская 46 и представляет собой тип яровой твердой пшеницы Центральной России. Результаты анализа генотипов этих сортов по доминантным генам *Vrn* показывают, что они не отличаются друг от друга. Как у первого, так и у второго сорта яровой тип развития контролируется моногенно доминантным геном *Vrn1*.

Сорта *T. durum*, в отличие от сортов мягкой пшеницы, не являются космополитами, и вследствие этого у них пшеницы произошло вовлечение в селекцию менее универсальных в своем проявлении генов, чем таковые системы *Vrn*, детерминирующие не только тип, но и скорость развития растений мягкой пшеницы [Стедьмах А.Ф., 1981б]. Это позволяет надеяться на то, что скороспелость твердой пшеницы может быть изменена не только за счет новых для вида генов *Vrn*, но и за счет генов других генетических систем, влияющих на выраженность признака “скороспелость”, а именно генов, контролирующих реакцию на фотопериод и скороспелость как таковую (*per se*). Такой тип контроля, с одной стороны, несколько затрудняет селекцию по признаку “скороспелость”, а с другой – дает в руки селекционеров больше возможностей, чем при селектировании сортов мягкой пшеницы, у которых вклад генов *Vrn* в данный признак превалирует и, по оценке А.Ф. Стедьмаха [1981а], приближается к 75 %.

Таблица 2.24

**Определение числа генов *Vrn* и генотипов
по типу развития у образцов твердой пшеницы**

Сорт, образец	Получено в F ₂ гибридов с				Генотип (гаплоидный)
	BWE	BS1E	Bastard	BS2E	
Турция					
Сурпресс (к-50191)	44:13*	366:0*	310:0*	—	<i>Vrn1</i>
Россия					
Ангара (к-35116)	206:19	162:0	120:0	—	<i>Vrn1,ne1</i>
Алтайка	41:13	157:0	94:44	—	<i>Vrn1</i>
Алтайка	193:53	—**	305:0	—	<i>Vrn1</i>
Белотурка	19:6	31:0	—	—	<i>Vrn1</i>
Безенчукская 139	168:8	128:0	164:0	—	
Саратовская 40	198:49	151:0	220:0	—	<i>Vrn1</i>
Леукурум 76	65:12	155:0	205:0	—	<i>Vrn1</i>
Гордеиформе 2775/75	190:54	211:0	228:0	—	<i>Vrn1</i>
Украина					
Харьковская 46	215:59	198:0	195:0	—	<i>Vrn1</i>
и-099120	140:28	161:0	162:0	—	<i>Vrn1</i>
Кристалл (<i>Vrn4</i>)	50:16	116:13	—	122:6	<i>Vrn4</i>
Казахстан					
Казахстанская янтарная	175:49	238:0	200:0	—	<i>Vrn1</i>
Оренбургская 2	149:36	154:0	167:0	—	<i>Vrn1</i>
к-37134	168:39***	164:0	202:0	—	<i>Vrn1</i>
Греция					
к-17787	63:7:7	113:0	—	—	<i>Vrn1</i>
к-17784	183:63	113:0	—	—	<i>Vrn1</i>
Палестина (в границах до 1947 г.)					
Nursi (к-13322)		256:19	—	162:0	<i>Vrn2</i>
Канада					
Gaza (к-52989)	121:8	94:0	—	162:0	<i>Vrn1Vrn2</i>
Индия					
к-33384	—	34:0	—	208:66	<i>Vrn1</i>
США					
Langdon 222	14:6	45:0	—	21:2	<i>Vrn1</i>
Langdon	203:40	102:0	—	122:6	<i>Vrn1</i>
Германия					
Dichter	—	77:0	—	—	<i>Vrn1</i>
Caide Elise	—	164:0	—	91:6	<i>Vrn1</i>
Эфиопия					
и-465231	161:26	153:0	135:0	—	<i>Vrn1</i>
к-15090	167:40	198:0	191:0	—	<i>Vrn1</i>

Примечание. BWE – Black Winter Emmer (озимый тестер); Кристалл (*Vrn-D4*)-интрогрессивная линия сорта Кристалл с доминантным геном *Vrn4*. BS1E – Black Spring *Vrn1* Emmer и BS2E – Black Spring *Vrn2* Emmer; * – соотношение яровых–озимых; ** – комбинация не изучалась; *** – недостоверно при $\chi^2_{0,05} = 3,84$.

2.4.2. Полба (*T. dicoccum* (Schrank) Shuebl.)

Изучение генетического контроля типа развития у двузернянки (эммера) представляет особый интерес, так как она господствовала (была основным возделываемым хлебным растением) на Ближнем Востоке на протяжении нескольких тысяч лет. Вытеснившая ее из производства твердая пшеница появилась в Египте лишь около 3000 г. до н. э. В начале XX в. полба в мире все еще была основным возделываемым видом тетраплоидных пшениц [Столетова Е., 1924/1925].

Результаты изучения контроля ярового типа развития у образцов *T. dicoccum* представлены в табл. 2.25. Видим, что у большинства изученных сортов (71 %) яровой тип развития контролируется моногенно доминантным геном *Vrn1*. Данные не значительно отличаются от полученных Б.В. Ригиным с соавт. [1994].

Нами было обнаружено, что сорт *T. dicoccum* Bastard (Германия), имеющий доминантный ген *Vrn1*, колосится значительно позже изогенной линии BS1E. Наличие у Bastard доминантного гена *Vrn1* со слабым фенотипическим эффектом вызвало необходимость создания изогенной линии BS1E B с доминантным геном *Vrn1* этого сорта. Линия с геном *Vrn1* от Bastard колосится значительно позднее и чем сорт Triple Dirk D (Студента $t = 24,43$ для пары Triple Dirk D – BS1E B) (см. рис. 2.12). Доминантный ген *Vrn1*, выявленный у сорта Bastard, со слабым фенотипическим эффектом нами временно (до проведения теста на аллелизм) обозначен как *Vrn1^{dic}*. В настоящее время нами создается изогенная линия BS1E B с такой слабой доминантной аллелью. Вероятно, доминантного гена *Vrn2* не было в западно-европейских тетраплоидных пшеницах, так как у местных германских образцов полбы полиморфизм по скороспелости поддерживался за счет наличия множественных аллелей по локусу *Vrn1*. Еще К.А. Фляксбергер [1915] разделял полбы на российские разновидности и немецкие не только по форме килевого зубца внешней колосковой чешуи, как это делал до него А.Ф. Баталин [1885], но и по скороспелости.

Таблица 2.25

**Определение числа генов *Vrn* и генотипов по типу развития
у образцов *T. dicoccum***

Сорт, образец (происхождение)	Получено в F ₂ гибридов с			Генотип (гаплоидный)
	BWE	BS1E	BS2E	
к-13893 (Эфиопия)	21:9	21:0	43:6	<i>Vrn1</i>
C2-0949-CH (Чехия)	212:65	154:0	–	<i>Vrn1</i>
Bastard (Германия)	244:93	114:0	–	<i>Vrn1</i>
ППГ (Поволжье)	225:15	257:0	170:0	<i>Vrn1Vrn2</i>
к-81 (Германия)	71:21	223:0	–	<i>Vrn1</i>
Vernal к-22195 (США)	61:7	187:0	73:0	<i>Vrn1Vrn2</i>
к-7356 (Германия)	101:35	237:0	–	<i>Vrn1</i>

Примечание. BWE – Black Winter Emmer; BS1E – Black Spring *Vrn1* Emmer; BS2E – Black Spring *Vrn2* Emmer.

Для местных сортов полб Германии, будь то сорта *T. spelta* или *T. dicoccum*, характерна позднеспелость, и если у первого вида у германских сортов яровой тип развития обусловлен доминантным геном *Vrn2*, то у второго вида – вероятно, аллелью доминантного гена *Vrn1* со слабым фенотипическим эффектом. В связи с этим представляет интерес проследить область, из которой в Европу был “занесен” доминантный ген *Vrn2*.

Не показано наличие “полного” эпистаза доминантной аллели гена *Vrn1* у полбы. Данные эксперименты подтверждают ранее выявленное при изучении некоторых комбинаций F₁ гибридов между яровыми и озимыми сортами наличие связи реакции на яровизацию с дозой доминантной аллели генов *Vrn1* [Гончаров Н.П., 1986б]. Однако в данном случае также возможно влияние и цитоплазмы, как на сей счет было высказано предположение С. Sahalan, С.N. Law [1979]. В наших экспериментах наиболее поздними были гибриды с цитоплазмой от *Aegilops squarrosa*, а именно F₁ гибридов *T. palmovae* с Triple Dirk D, Triple Dirk B и Triple Dirk F соответственно с доминантными аллелями генов *Vrn1*, *Vrn2* и *Vrn3* (см. рис. 2.7).

2.4.3. Дика (*T. carthlicum* Nevski), туранская (*T. turanicum* Jakubz.), тучная (*T. turgidum* L.) и польская (*T. polonicum* L.) пшеницы

Уже само грузинское название вида *T. carthlicum* – “Дика” (пшеница, высеваемая весной [Арошидзе М.А., 1956]) подразумевает отсутствие у нее озимых форм (см. табл. 2.3). Результаты изучения контроля ярового типа развития у единственного образца этого вида и у единичных образцов ряда других тетраплоидных видов даны в табл. 2.26. Из литературы известна

Таблица 2.26

Определение числа генов *Vrn* и генотипов по типу развития у образцов ряда тетраплоидных видов пшениц

Сорт, образец	Получено в F ₂ гибридов с			Генотип (гаплоидный)
	BWE	BS1E	BS2E	
<i>T. carthlicum</i>				
к-17698	92:28	162:12	—	<i>Vrn2</i>
<i>T. turgidum</i>				
к-13489	79:15	98:0	—	<i>Vrn1</i>
к-16156	187:57	60:5	28:3	<i>vrn1vrn2VrnT</i>
<i>T. turanicum</i>				
к-15993 ins.	—	157:10	69:7	<i>vrn1vrn2VrnT</i>
к-10272	—	163:0	304:0	<i>Vrn1Vrn2</i>
<i>T. aethiopicum</i>				
к-43766 б/о	130:37	159:0	—	<i>Vrn1</i>

Примечание. BWE – cv. Black Winter Emmer *T. dicoccum*, BS1E – Black Spring *Vrn1* Emmer, BS2E – Black Spring *Vrn2* Emmer.

Таблица 2.27

Определение числа генов *Vrn* и генотипов по типу развития у *T. polonicum*

Сорт, образец	Получено в F ₂ гибридов с			Генотип (гаплоидный)
	BWE	BS1E	BS2E	
к-17893	384:29	35:0	–	<i>Vrn1Vrn?</i>
к-39297	–	61:6	100:7	<i>Vrn?</i>

Примечание. BWE – cv. Black Winter Emmer *T. dicoccum*, BS1E – Black Spring *Vrn1* Emmer, BS2E – Black Spring *Vrn2* Emmer. *Vrn?* – генотип однозначно не определен.

только работа Т.К. Лепина [1960], в которой автор указывает, что изученный им образец к-7106 *T. carthlicum* имеет доминантный ген, не аллельный таковому ряду образцов *T. durum*.

Мы позволили себе представить неполные данные по определению доминантных генов *Vrn* у польской пшеницы (табл. 2.27). Все изученные нами образцы, кроме к-17893, были неизвестного происхождения. Они позднеспелые и имеют не ясно какой доминантный ген *Vrn*. По данным Департамента земледелия России (1907; цит. по: [Дорофеев и др., 1983]), польская пшеница проникла в Южную Сибирь из Китая. Интересно заметить, что некоторые исследователи полагают, что в Китай она пришла из Сибири (см. Якубцинер М.М. [1959a]). Более того, впервые вид был обнаружен в коллекциях европейских ботанических садов, где его выращивали как экзот, и его происхождение всегда вызывало множество вопросов. Следовательно, для геногеографических исследований вид с неизвестным происхождением не очень подходит, в то время как он очень интересен для филогенетических построений.

Таким образом, у трех видов тетраплоидных пшениц – *T. turgidum*, *T. turanicum* и *T. polonicum* – выявлен доминантный ген *Vrn*, не аллельный генам *Vrn1* и *Vrn2*.

2.4.4. Пшеницы араратская (*T. araraticum* Jakubz.) и Тимофеева (*T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk.)

Первоначально пшеница араратская считалась эндемиком Азербайджана [Жуковский П.М., 1971]. Однако позже была обнаружена в довольно значительном числе мест – от Турции до Северного и Южного Ирана [Zeven A.C., de Wet J.M.J., 1982]. Изучить наследование типа развития у ГА-геномных видов нам не удалось, так как у *T. timopheevii* нами не обнаружено озимых форм, а у *T. araraticum* только одна из 44 изученных форм оказалась яровой (см. табл. 2.3). Виды плохо скрещиваются между собой. Все полученные нами межвидовые F₁ гибриды между ними были полностью стерильны (табл. 2.28). В комбинации скрещивания к-30258 *T. araraticum* × к-20741 *T. monosocum* F₁ гибридов также оказалось стерильным. В мейозе у него наблюдали следующие конфигурации: 6^{II} + 9^I; 5^{II} + 11^I; 7^{II} + 5^I + 1^{IV}; 3^{II} + 12^I + 1^{III}.

Таблица 2.28

Результаты завязываемости у F₁ гибридов *T. araraticum* на *T. timopheevii*

Комбинация скрещивания	Число выращенных растений F ₁	Число завязавшихся зерен
к-30258 <i>T. araraticum</i> × к-29537 <i>T. timopheevii</i>	4	0
к-30258 <i>T. araraticum</i> × Wild 527 <i>T. timopheevii</i>	8	0
к-30258 <i>T. araraticum</i> × к-29540 <i>T. timopheevii</i>	7	0
к-30258 <i>T. araraticum</i> × к-29547 <i>T. timopheevii</i>	4	0
к-30258 <i>T. araraticum</i> × к-29559 <i>T. timopheevii</i>	7	0
к-30258 <i>T. araraticum</i> × к-29566 <i>T. timopheevii</i>	3	0
к-30258 <i>T. araraticum</i> × к-47793 <i>T. timopheevii</i>	13	0
к-30258 <i>T. araraticum</i> × к-20741 <i>T. monococcum</i>	6	0

Представляет несомненный интерес для филогенетических построений в секции *Timopheevii* отсутствие у *T. araraticum* не только скороспелых, но и яровых форм и наличие у *T. timopheevii* только яровых форм.

2.4.5. Тетраплоидные без генома D формы мягкой пшеницы

Результаты изучения тетрапроизводных форм без генома D мягкой пшеницы в гибридных потомствах с озимым сортом Black Winter Emmer и с тестерными по генам *Vrn1...Vrn2* линиями Triple Dirk представлены в табл. 2.29.

Форма tetraThatcher имеет единственный доминантный ген *Vrn1* (см. табл. 2.29), т. е. данная форма не отличается от исходного сорта мягкой пшеницы Thatcher [Каталог..., 1987]. У обеих тетраформ имеется доминантный ген *Vrn1*, локализованный у мягкой пшеницы в хромосоме 5A. У tetraPrelude нами также определен и второй доминантный ген *Vrn2* (см. табл. 2.29), т. е. эта форма также не отличается по генам данной системы

Таблица 2.29

Изучение генетического контроля типа развития у тетрапроизводных мягкой пшеницы

Комбинация скрещивания	Расщепление в F ₂ гибридов		Ожидаемое отношение	χ^2
	яровых	озимых		
F ₂ BWE × tetraThatcher	87	27	3:1	0,11
F ₃ BWE × tetraThatcher	32:73	31	1:2:1	0,69
BC ₁ F ₁ BWE × tetraThatcher	50	49	1:1	0,01
F ₂ Triple Dirk D × tetraThatcher	168	0	1:0	–
BC ₁ F ₁ BWE × tetraPrelude	35	17	3:1	1,64
F ₂ Triple Dirk D × tetraPrelude	135	0	1:0	–
F ₂ Triple Dirk B × tetraPrelude	107	0	1:0	–

Примечание. BWE – Black Winter Emmer.

от исходного сорта Prelude [Каталог..., 1987]. Таким образом, по генам системы *Vrn* тетраплоидные формы не отличаются от исходных сортов мягкой пшеницы.

Нами был также изучен тип развития у тетраформы Chinese Spring. Она оказалась озимой, так как у нее отсутствует геном D, в хромосоме 5D которого локализован доминантный ген *Vrn3*, определяющий яровой тип развития Chinese Spring.

Адаптивность *T. aestivum* к условиям внешней среды обусловлена наличием у ее образцов различий по реакции на яровизацию и длину дня [Flood R.G., Halloran G.M., 1986]. Эти различия контролируются незначительным числом локусов [Law C.N., Worland A.J., 1997], а именно, четырьмя доминантными генами *Vrn*, два из которых локализованы в геноме D [Tsunewaki K., Jenkins B.S., 1961; Law C.N. et al., 1976; Yoshida T. et al., 2009] и, следовательно, отсутствуют у тетраплоидных видов. Более того, и доминантный ген *Ppd1*, снижающий реакцию на фотопериод и обладающий наиболее выраженным фенотипическим эффектом, также локализован в геноме D [Pirasteh B., Welsh J.R., 1975]. У твердой пшеницы определен моно- и дигенный контроль признака “тип развития” (см. табл. 2.24), причем только доминантными генами *Vrn1* и(или) *Vrn2*. В то же время у них обнаружен широкий полиморфизм по длине вегетационного периода. Например, у сортов *T. durum* из Казахстана он не уступал таковому мягкой пшеницы (рис. 2.13). У *T. dicoccum* полиморфизм по длине вегетационного периода, вероятнее всего, обусловлен наличием различных аллелей доминантного гена *Vrn1*. Расширение полиморфизма возделываемых тетраплоидных видов пшениц по генам, контролирующим тип и скорость развития, в настоящее время невозможно без использования пула генов диплоидных видов.

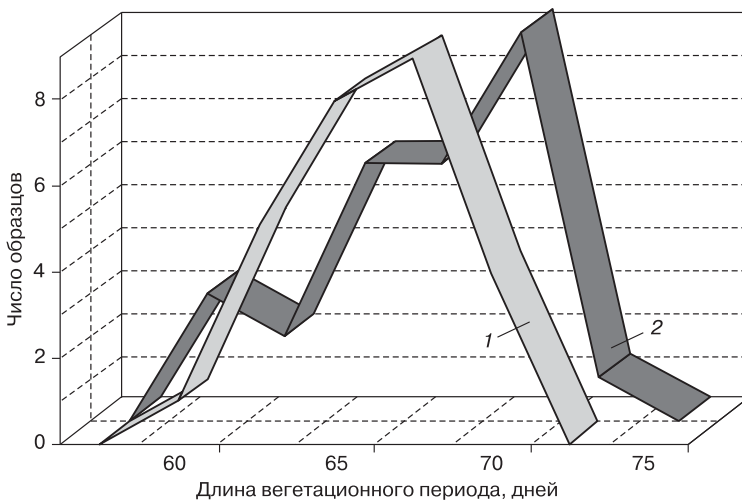


Рис. 2.13. Распределение образцов мягкой (1) и твердой (2) пшеницы Казахстана по длине вегетационного периода (по: [Джалпакова К.Д. и др., 1995]).

2.5. НАСЛЕДОВАНИЕ ТИПА РАЗВИТИЯ У ДИПЛОИДНЫХ ПШЕНИЦ И ЭГИЛОПСОВ

Тип развития является одним из классификационных признаков не только для пшениц, но и для их сородичей. Тем не менее у диплоидных сородичей пшениц он даже фенотипически изучен слабо [Жуковский П.М., 1971; Eig A., 1929; Hammer K., 1980; Goncharov N.P., 1998]. Как мы уже отмечали выше, одной из причин этого является то, что первоначально образцы представляли собой сборы из естественных популяций, другой – поддержание их в живом виде не только в нашей стране связано со способом их репродуцирования, а именно – на южных пунктах в озимом посеве. Как в первом, так и во втором случае информация о типе развития не могла быть получена попутно с репродуцированием, поэтому требовались специальные исследования, посвященные этой проблеме.

2.5.1. Пшеница урарту (*T. urartu* Thum. ex Gandil.)

Вид описан как озимый [Пшеница, 1979; Пшеницы..., 1987]. Все представленные в коллекции ВИР (Россия), а также в коллекциях ICARDA (генбанк стран WANA), Kyoto University (Япония) образцы *T. urartu* – озимые (рис. 2.14, см. также табл. 2.3). В National Small Grains Collection (США) нами обнаружены четыре яровых образца¹⁰, что составляет менее



Рис. 2.14. Распределение яровых (s) и озимых (-) форм у *T. urartu*:
48, 97 – число изученных образцов из данной области (региона).

¹⁰ Молекулярно-биологическое изучение показало, что два из четырех яровых образцов *T. urartu*, скорее всего, являются *T. boeoticum* [Kononov F.A. et al., 2010], хотя они и имеют неопущенные листовые пластинки.

Таблица 2.30

**Определение числа доминантных генов у ярового образца
IG 116196 *T. urartu***

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	яровых	озимых	3:1	15:1
к-38869 × IG 116196	47	10	1,69	12,41

2 % от числа изученных (из них только один образец не был гетерогенным по типу развития (см. табл. 2.3). Все три гетерогенных и один яровой образец собраны в разных странах – Ираке, Турции и Ливане. У “негетерогенного” образца выявлен моногенный контроль ярового типа развития (табл. 2.30).

Следует заметить, что все яровые образцы *T. urartu* позднеспелые и надежды на расширение генофонда мягкой пшеницы по генам, контролирующим яровой тип развития, за счет *T. urartu* невелики.

**2.5.2. Пшеницы беотийская (*T. boeoticum* Boiss.),
Синской (*T. sinskajae* A. Filat. & Kurk.) и однозернянка (*T. monoccum* L.)**

К.А. Фляксбергер [1915] считал, что все образцы *T. boeoticum* представлены только озимыми формами. Действительно, и в настоящее время большинство изученных нами образцов этого вида озимые (см. табл. 2.3 и рис. 2.15). В наших исследованиях только 10 образцов оказались яровы-

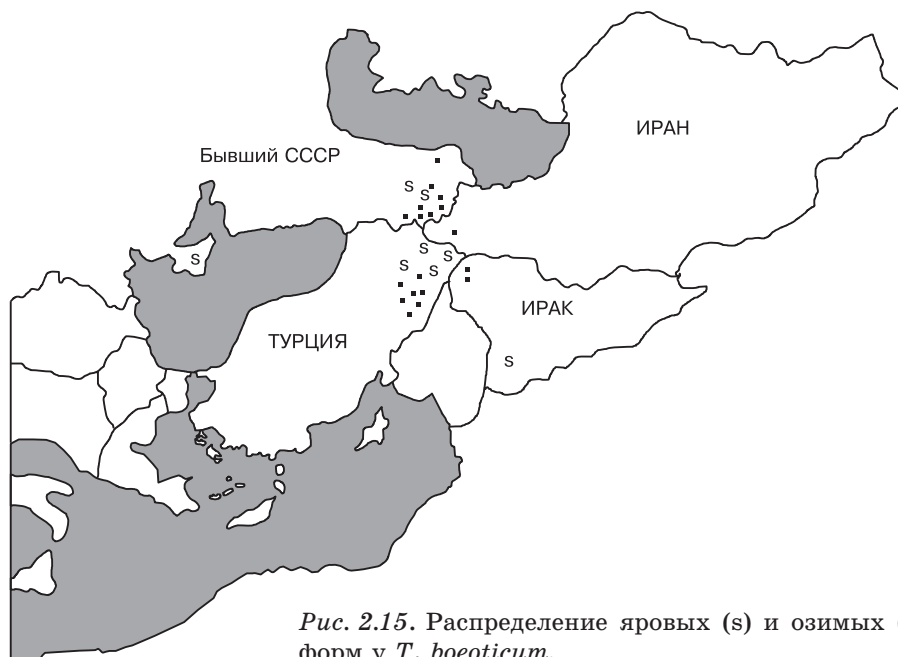


Рис. 2.15. Распределение яровых (s) и озимых (•) форм у *T. boeoticum*.

Таблица 2.31

**Определение числа доминантных генов у *T. monosocum*, *T. boeoticum*
и *T. sinskajae* (из: [Golovnina K.A. et al., 2010])**

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	яровых	озимых	3:1	15:1
mPI 306547 × bIG 116198	14	4	0,07	7,84
bк-25811 × bIG 45296	96	30	0,10	66,31
bк-20741 × mPI 306547	53	27	3,27	103,25
bIG116198 × mPI 35526	57	13	1,54	18,14
ск-48993 × mPI 13962	146	55	0,60	152,92
mКТЗ-5 × mPI 306547	113	38	0,00	92,21

Примечание. *T. boeoticum* (b), *T. monosocum* (m), *T. sinskajae* (s). Яровые образцы подчеркнуты.

ми. Все они позднеспелые. Таким образом, и у этого вида, как мы отмечали ранее для *T. urartu*, отсутствуют образцы, которые могли бы послужить донором доминантного гена *Vrn1*, детерминирующего скороспелость.

В то же время единственный представляющий вид *T. sinskajae* образец является скороспелым. Результаты определения у него генетического контроля типа развития представлены в табл. 2.31. В качестве озимого тестера использовали образец PI 13962 *T. monosocum*.

Несмотря на то что однозернянка *T. monosocum* культивируется в течение тысячелетий, она обладает малой изменчивостью [Писарев В.Е., 1964а]. Это замечание относится и к признаку “тип развития”, особенно к признаку “продолжительность вегетационного периода”.

Из 284 изученных образцов *T. monosocum* выявлено 134 яровых и 147 озимых форм (рис. 2.16). Классификация остальных форм вызывала определенные затруднения.

L. Smith et al. [1948] определили у *T. monosocum* наличие двух генов скороспелости – *e1* и *e2*. Однако созданная ими коллекция мутантов не сохранилась, поэтому мы не можем утверждать, что это были именно гены, контролирующие яровой тип развития. Б.В. Ригин, Т.С. Репина [1987], Б.В. Ригин и др. [1994] и Т.В. Лебедева, Б.В. Ригин [1994] также показали наличие минимум двух неаллельных доминантных генов, контролирующих признак “яровость–озимость” у этого вида. Они присвоили генам символы *Vrn1^M* и *Vrn2^M*, где индекс *M* – *monosocum*. J. Dubcovsky et al. [1998] гены, контролирующие яровость у *T. monosocum*, обозначили *Vrn-A1* и *vrn-A2*. Причем второй из них – рецессивный. J. Kuspura et al. [1989] показали наличие доминантного гена у *T. monosocum* и картировали его на хромосоме 5A. По аналогии с таковым мягкой пшеницей они присвоили ему символ *Vrn1*. J. Dubcovsky et al. [1998] локализовали еще один ген *Vrn-A2* на дистальном конце длинного плеча хромосомы 4A. Однако результаты последней работы требуют обстоятельной проверки, так как этот ген расположен в области, включенной в транслокацию 5AL/4AL [Devos K.M. et al., 1995].

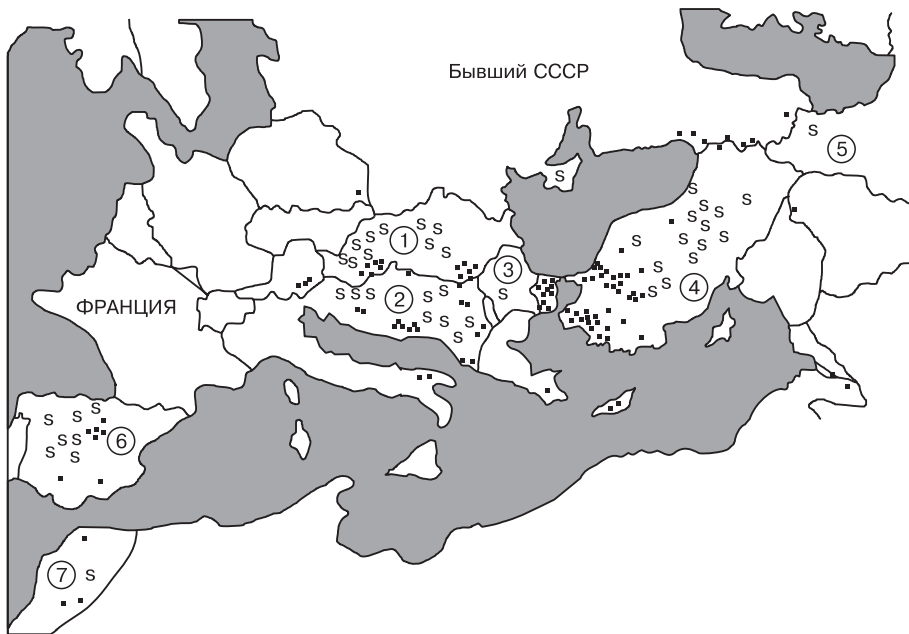


Рис. 2.16. Распределение яровых (s) и озимых (•) форм у *T. monosocum*.

Цифры в кружках: 1 – Румыния, 2 – бывшая Югославия, 3 – Болгария, 4 – Турция, 5 – Иран, 6 – Испания, 7 – Марокко.

2.5.3. Эгилопс Тауши (*Aegilops tauschii* Coss.) син. *Ae. squarrosa* non auct. L.)

Одними из первых работ с коллекциями, поддерживаемыми в генбанках Европы, по определению типа развития у образцов рода *Aegilops* были работы Э.Ф. Мигушовой, Е.П. Ремизовой [1978, 1982]. Их результатом было разделение некоторых образцов-популяций вида *Ae. squarrosa* на две части – яровую и озимую. Например, из образцов-популяций к-966 и к-968 выделены, соответственно, яровые образцы к-1739 и к-1743. Однако так как яровость у *Ae. squarrosa* доминирует (см. ниже), то яровые популяции, репродуцировавшиеся в ВИР на южных станциях, до сих пор представляют собой смесь яровых и озимых форм.

Поскольку наследование признака “тип развития” у *Ae. squarrosa* ранее не изучалось, то первым методическим вопросом в нашей работе было выделение озимой формы, удобной для проведения исследований по определению числа генов, его контролирующих. Оказалось, что в отличие от всех изученных ранее видов пшениц некоторые озимые образцы *Ae. squarrosa* без яровизации могут вегетировать, не переходя к генеративному развитию, “бесконечно” долго. Например, к-1185 из Абовянского района Армении без яровизации не выколосился даже через три тепличных и одну летнюю полевую вегетацию (см. табл. 2.4), т. е. после выращивания более одного календарного года (в дальнейшем эксперимент был прекращен). Ранее такой феномен не был описан ни в роде *Triticum*, ни в роде *Aegilops*. Такая экспрессия признака “озимость”, вероятно, очень удобна для экспе-

риментальных работ по изучению наследования типа развития, так как позволяет очень четко разделять потомства в гибридных популяциях на альтернативные классы. В то же время были выявлены и формы, характеризующиеся малой требовательностью к яровизации (около 30 суток). К таким формам можно отнести образец к-54 из Ирана. Выявленная у этого образца требовательность к яровизации сопоставима с таковой сортов мягкой пшеницы Norin 10 или Скороспелка 35 (см. табл. 2.5). Полученные результаты позволяют заключить, что у *Ae. squarrosa* размах внутривидового полиморфизма по признаку “реакция на яровизацию” значителен и сравним с таковым, описанным у мягкой пшеницы [Долгушин Д.А., 1935]. Этот признак считается привнесенным в последнюю от *Ae. squarrosa* var. *strangulata* (Eig) Tzvel. Ранее исследователями ВИР было показано наличие у *Ae. squarrosa* форм с наибольшей для видов с геномом D зимостойкостью и сопоставимой с выраженностью таковой у мягкой пшеницы [Барашкова Э.А. и др., 1978]. То есть полиморфизм *Ae. squarrosa* вполне достаточен для того, чтобы как большая, так и малая требовательность к яровизации могла быть привнесена в мягкую пшеницу из данного вида, и, вероятно, гены, контролирующие выраженность признака, расположены в геноме D.

Изучение в яровом посеве без яровизации коллекции *Ae. squarrosa*, донора генома D мягкой пшеницы, позволило уточнить у ее образцов тип развития (яровость–озимость) (рис. 2.17).

По результатам изучения коллекции *Ae. squarrosa* в яровом посеве в условиях Новосибирска было определено, что яровые растения в своем составе имеют следующие образцы: к-608 (Грузия); к-258 (Таджикистан); к-1805 (Узбекистан); к-966, к-967, к-974, к-985, к-987, к-989, к-990, к-992, к-997 и к-999 (Афганистан); к-1659, к-1660, к-1954 и к-1960 (Иран) и три образца – к-864, к-865 и к-896 – неизвестного происхождения, первые два из которых получены из коллекции бывшего Института селекции растений (Кембридж, Англия), третий – из Департамента сельского хозяйства (Виктория, Англия). Из них только самый скороспелый во всей коллекции *Ae. squarrosa* образец к-1954 был представлен одним яровыми растениями. Все остальные представляли собой популяции, состоящие из яровых и озимых форм.

Можно заметить, что в основном яровые формы происходят из Афганистана, четыре – из Ирана и по одной – из Таджикистана, Узбекистана, Грузии и Китая (см. рис. 2.17). Из них яровой образец из Грузии – самый позднеспелый. Из коллекции ICARDA был изучен 71 образец *Ae. squarrosa*, из них 32 оказались яровыми. Самый скороспелый из них IG 111040 (Сирия) имел 40 дней до колошения. Коллекция Kyoto University, состоявшая из 25 образцов, была представлена 12 яровыми (самый ранний из них KU 20-6 выколосился за 41 день). Из Института растениеводства (Чехия) было изучено 19 образцов, из которых 9 из Пакистана и Ирана были яровыми.

Выделенные из яровых образцов линии были включены в генетический анализ. Результаты изучения ряда гибридных комбинаций F_2 по типу развития в условиях гидропонной теплицы представлены в табл. 2.32.



Рис. 2.17. Распределение яровых (s) и озимых (•) форм у *Ae. squarrosa*.
Цифры в кружках: 1 – Грузия; 2 – Азербайджан; 3 – Армения.

Таблица 2.32

Определение числа и аллельности генов *Vrn* у яровых образцов *Ae. squarrosa*

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂		χ^2	
	яровых	озимых	3:1	15:1
Определение числа генов				
к-489 × к-608	46	24	3,22	93,90
к-489 × к-992	86	18	3,28	21,70
к-489 × к-1659	23	11	0,98	39,54
к-489 × к-967	184	16	30,83	1,05
к-1954 × к-489	68	7	9,82	0,32
KU 2009 × КТ 120-16	197	50	2,98	82,54
Определение аллельности				
к-992 × к-1659	54	4	10,14	0,04
к-896 × к-608	32	3	5,04	0,32
к-896 × к-864	107	0	—	—
к-1954 × к-967	110	0	—	—
к-992 × к-608	37	0	—	—
к-865 × KU 2009	117	0	—	—
к-992 × к-608	37	0	—	—
к-865 × KU 2009	117	0	—	—

Примечание. Кроме к-489 и КТ 120-16 все остальные образцы яровые.

В F_1 гибридов во всех комбинациях скрещивания выявлено доминирование ярового типа развития, хотя колошение гибридов F_1 некоторых комбинаций наступало очень поздно.

Представленные в табл. 1.49 результаты позволяют заметить, что у разных образцов признак контролируется неодинаково, а именно либо одним, либо двумя доминантными генами. Это очень интересно, так как у мягкой пшеницы в геноме D выявлен только один доминантный ген *Sg1* (*Vrn3*), контролирующий яровой тип развития [Tsunewaki K., Jenkins B.S., 1961], который аллелен таковому амфиплоиду ABD-XIII, полученного с участием яровой формы *Ae. squarrosa* [Tsunewaki K., 1966a]. Следовательно, из этого вида возможна интрогрессия нового доминантного гена *Vrn*. Это расширит возможности получения рекомбинантных форм мягкой пшеницы, различающихся по длине вегетационного периода. Из результатов, представленных в табл. 2.32, видно, что изученные пары образцов к-992 и к-1659 и к-896 и к-608 имеют неаллельные гены. Все они, кроме не изучавшегося образца к-896, имеют по одному доминантному гену. Использование их, а также к-1954 и к-967 в интрогрессивной гибридизации позволит соотнести данные доминантные аллели генов *Vrn* с таковыми мягкой пшеницы и в последующем установить их аллельные взаимоотношения. Недавно японскими исследователями был секвенирован первый интрон гена *Vrn-D1* у *Ae. squarrosa* [Takumi S. et al., 2011].

2.5.4. Эгилопс спельтоидовидный (*Ae. speltoides* Tausch)

Результаты изучения генетического контроля типа развития у *Ae. speltoides* представлены в табл. 1.50. Как и для *Ae. squarrosa*, у изученных видов показан дигенный контроль данного признака. Интерпретация результатов изучения типа развития у этого вида более подробно рассмотрена в разд. 1.8.2. Здесь же только напомним, что у этого вида нами был обнаружен дигенный контроль признака “яровой тип развития” [Гончаров Н.П., Коновалов А.А., 1996].

Таким образом, исследованные к настоящему времени диплоидные виды – вероятные доноры геномов A^b [Репина Т.С., Ригин Б.В., 1984; Лебедева Т.В., Ригин Б.В., 1994; Ригин Б.В. и др., 1994], В или G [Гончаров Н.П., Коновалов А.А., 1996] и D [Гончаров Н.П., Чикида Н.Н., 1995] – имеют по два локуса, контролирующих “яровость–озимость”. У *T. urartu* (донор генома A^u) показано наличие только около 2 % яровых форм от числа изученных (см. табл. 2.3). В то же время у мягкой пшеницы кроме генов *Vrn1...Vrn3*, локализованных в хромосомах пятой гомеологической группы, известен только один дополнительный доминантный ген *Vrn4*, локализованный в длинном плече хромосомы 5D.

2.6. ГЕНОГЕОГРАФИЯ ГЕНОВ *Vrn* И ИХ ВЛИЯНИЕ НА СКОРОСПЕЛОСТЬ

Среди коммерческих сортов яровой мягкой пшеницы выявлено преимущественное распространение доминантного гена *Vrn1* [Генотипы..., 1985; Каталог..., 1987]. Причем большинство яровых сортов имеют либо только доминантный ген *Vrn1*, либо его в сочетании с доминантным геном

Vrn2. Свыше половины изученных сортов (64 %) несут доминантный ген *Vrn2*, *Vrn3* обнаружен у 18 % сортов, доминантные гены *Vrn4* и *Vrn5* не обнаружены [Генотипы..., 1985; Каталог..., 1987; Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 1994; Джалпакова К.Д. и др., 1996; Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999; Моисеева Е.А., Гончаров Н.П., 2007]. Интересно заметить, что доминантный ген *Vrn4* выявлен только в сортименте Азии [Gotoh T., 1979; Kato K. et al., 1988; Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999; Yoshida T. et al., 2010] и характерен для эндемичного для Индии вида *T. sphaerococcum* [Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999].

Å. Åkerman, J. MacKey [1949] пришли к выводу о том, что климат Центральной Европы наиболее благоприятен для сортов, яровой тип развития которых контролируется геном *Vrn1*. Широкое распространение данного гена, видимо, связано с тем, что он обеспечивает растению наибольшую скороспелость. Т. Gotoh [1979] обнаружил преимущественное распространение доминантного гена *Vrn3* в сортименте Японии, А.Ф. Стельмах [1986б, г] – в сортах стран Латинской Америки и Южной Азии, К. Kato et al. [1988] – в сортах Ирана. В свою очередь, доминантный ген *Vrn3* посредством сорта Mentana пришел в сортимент “приэкваториальных” стран через японский сорт Akakomugi. Доминантный ген выявлен у 38 % современных китайских сортов [Zhang X.K. et al., 2008], а также обнаружен у местных сортов Саудовской Аравии [Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999], Пакистана [Iqbal M. et al., 2011] и Южного Казахстана [Джалпакова К.Д. и др., 1996]. Показано его отсутствие в таковом Северного Казахстана и Западной Сибири [Файт В.И., Стельмах А.Ф., 1993б; Джалпакова К.Д. и др., 1996; Моисеева Е.А., Гончаров Н.П., 2007].

Кроме того, в ряде эколого-географических групп мягкой пшеницы обнаружено присутствие только определенных генотипов. Сорта Австралии, Европы, США, Канады, европейской и азиатской частей России в основном имеют либо доминантные гены *Vrn1* или *Vrn2*, либо оба гена одновременно [Генотипы..., 1985; Каталог..., 1987; Файт В.И., Стельмах А.Ф., 1993а; Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999]. В сортименте стран Латинской Америки и Азии (Китай, Япония, Индия, Среднеазиатские республики бывшего СССР и др.) чаще обнаруживается доминантный ген *Vrn3* [Каталог..., 1987; Gotoh T., 1979; Kato K. et al., 1988; Джалпакова К.Д. и др., 1996; Goncharov N.P., 1998]. Понижена встречаемость доминантного гена *Vrn2* у сортов Дальнего Востока, Южного Казахстана и республик Средней Азии бывшего СССР [Стельмах А.Ф., 1986а; Джалпакова К.Д. и др., 1996].

Как видно из результатов изучения местных сортов Европы (см. табл. 2.17, 2.20 и рис. 2.10), ранее в этом регионе возделывались в основном позднеспелые сорта, яровой тип развития которых определялся доминантным геном *Vrn2*. В настоящее время селекция этой культуры пошла двумя путями: в зонах с “мягким” климатом в сторону возделывания озимых, в зонах с более суровым климатом – в сторону возделывания скороспелых яровых. Причем ни ген *Vrn3*, ни ген *Vrn4* не были вовлечены селекционерами Европы в использованный ими пул генов. Однако доми-

нантный ген *Vrn3* был широко использован при создании сортов в СІММУТ. Его донором для селекционных программ СІММУТ послужил итальянский сорт Mentana. В то же время ни в сортах других регионов Европы, ни в местных образцах Сибири он не обнаружен (см. табл. 2.17 и [Моисеева Е.А., Гончаров Н.П., 2007]).

Как мы отмечали выше, доминантные гены *Vrn* определяют не только яровость, но и обуславливают различную скорость завершения генеративного развития растений пшеницы, а следовательно, ее скороспелость. Это наблюдение стимулировало интенсивное изучение генетики типа развития в последнее десятилетие и позволило не только изучить генетический контроль признака у значительного числа яровых образцов культуры [Генотипы..., 1985; Каталог..., 1987; Джалпакова К.Д. и др., 1996; Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999], но и выявить при изучении геногеографии наличие адаптивной ценности тех или иных доминантных генов *Vrn* в конкретных условиях возделывания [Стельмах А.Ф., 1986а; Джалпакова К.Д. и др., 1996; Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999]. Причем появляется все больше работ, касающихся рассмотрения вопросов геногеографии не только в пределах континентов и групп стран [Стельмах А.Ф., 1986а; Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999; Stelmakh A.F., 1990], но и территорий внутри стран (зон действия того или иного селекцентра) [Файт В.И., Стельмах А.Ф., 1993а,б; Джалпакова К.Д. и др., 1996; Моисеева Е.А., Гончаров Н.П., 2007].

Рассмотрим это на примере изучения наследования типа и скорости развития у сортов мягкой пшеницы Казахстана. Предполагается, что Казахстан является связующим звеном между Средней Азией, Поволжьем и Уралом, а также Средней Азией и Западной Сибирью [Пухальский В.А., 1981]. У ряда сортов мягкой пшеницы этого региона генотипы по типу развития были определены ранее [Каталог..., 1987], в том числе и с использованием методов анеуплоидного генетического анализа [Шүлембаева К.К., 1985]. Однако эти исследования мало затронули сортовое разнообразие Юго-Восточного и Северного Казахстана и касались в основном определения генотипов старых сортов. Результаты изучения генетического контроля ярового типа развития селекционных сортов Казахстана представлены в табл. 2.33, откуда видно, что 5 из 28 образцов (Лютесценс 70, 14170, 85-5, к-48007, 14364) в F_2 и BC_1F_1 с озимым сортом Безостая 1 дали моногенное расщепление, а с тестерными изогенными линиями по генам *Vrn2* и *Vrn 3* – дигенное. В комбинациях скрещивания с тестерной линией Triple Dirk D, имеющей доминантный ген *Vrn1*, расщепление отсутствует. Исходя из возможной схемы расщеплений, представленной в табл. 2.16, можно сделать вывод, что эти сорта имеют генотип по генам *Vrn* – *Vrn1Vrn1 vrn2vrn2 vrn3vrn3*. Из 18 сортообразцов с дигенным контролем признака генотип 12 определен как *Vrn1Vrn1 Vrn2Vrn2 vrn3vrn3*, генотип 6 – как *Vrn1Vrn1 vrn2vrn2 Vrn3Vrn3*. У четырех сортов определен тригенный контроль признака. Генотип сорта Казахстанская 6 однозначно не определен, для его уточнения требуются дополнительные эксперименты. Для сорта Умит в комбинациях скрещивания с изогенными линиями с генами

Таблица 2.33

**Определение числа доминантных генов *Vrn* и идентификация
по ним генотипов образцов мягкой пшеницы Казахстана
(по: [Джалпакова К.Д. и др., 1996])**

Образец	Расщепление на яровые–озимые у гибридов от скрещивания					Генотип (гаплоидный)
	с рецессивным тестером		с изогенными линиями по доминантным генам			
	BC ₁ F ₁	F ₂	<i>Vrn1</i>	<i>Vrn2</i>	<i>Vrn3</i>	
Моногенное наследование						
Лютесценс 70	49:39	190:60	254:0	260:14	263:7	<i>Vrn1vrn2vrn3</i>
14170	27:34	167:55	266:0	211:18	232:17	<i>Vrn1vrn2vrn3</i>
85-5	30:45	199:65	264:0	207:19	323:18	<i>Vrn1vrn2vrn3</i>
к-48007	44:32	186:57	251:0	235:9	241:11	<i>Vrn1vrn2vrn3</i>
14364	33:31	207:61	208:0	219:5*	248:15	<i>Vrn1vrn2vrn3</i>
Дигенное наследование						
Казахстанская ранняя	69:14	136:6	150:0	273:0	282:6	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
Казахстанская 7	54:17	267:19	166:0	241:0	30:3*	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
Казахстанская 9	69:21	244:17	252:0	252:0	220:2**	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
Казахстанская 10	65:17	255:13	278:0	263:0	240:2**	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
Казахстанская 11	60:27	159:15	276:0	263:0	360:9	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
Казахстанская 12	69:19	242:18	281:0	270:0	200:4	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
Казахстанская 15	81:21	228:15	275:0	247:0	266:7	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
к-47783	68:21	250:13	286:0	267:0	227:1**	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
Казахстанская 18	64:19	236:14	256:0	69:0	215:5	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
367	55:16	231:18	126:0	142:0	352:20*	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
к-1	—	145:7	239:0	241:0	159:1**	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
Пиротрикс 28	—	270:12	152:0	330:0	—	<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>
Казахстанская 6	31:12	221:49	225:0	259:7	220:12	<i>Vrn1 Vrn?</i>
Казахстанская 3	60:20	156:11	211:0	256:4	257:0	<i>Vrn1vrn2Vrn3</i>
Казахстанская 3М	62:21	252:17	251:0	252:6	235:0	<i>Vrn1vrn2Vrn3</i>
Казахстанская 4	39:8	205:8	145:0	273:2**	217:0	<i>Vrn1vrn2Vrn3</i>
13761	66:13	256:13	264:0	262:2**	230:0	<i>Vrn1vrn2Vrn3</i>
14918	64:14	241:4*	266:0	260:6	247:0	<i>Vrn1vrn2Vrn3</i>
к-2	28:6	214:16	164:0	173:2**	157:0	<i>Vrn1vrn2Vrn3</i>
Тригенное наследование						
Казахстанская 16	90:6	252:3**	263:0	254:0	159:0	<i>Vrn1Vrn2Vrn3</i>
Умит	92:5*	250:4	308:0	245:0	255:0	<i>Vrn1Vrn2Vrn3</i>
Арай	152:6	251:4	268:0	264:0	240:0	<i>Vrn1Vrn2Vrn3</i>
509	33:2**	247:6	265:0	281:0	263:0	<i>Vrn1Vrn2Vrn3</i>

Примечание. Прочерк – комбинация не изучалась; во всех случаях, за исключением помеченных одной звездочкой, χ^2 – не превышал стандартный $P_{0,05} = 3,84$; две звездочки – выборка рецессивного класса меньше минимально допустимой для обработки методом χ^2 .

Vrn1...Vrn3 не наблюдали расщепления на яровые–озимые, расщепление в BC_1F_1 с озимым сортом соответствует тетрагибридному, а в F_2 гибридов – тригибридному (63:1). Поэтому данный сорт был скрещен с изогенной линией с доминантным геном *Vrn4*. В F_2 гибридов этой комбинации скрещивания получили расщепление 276 яровых к 2 озимым. На основании этого делается вывод о том, что более вероятно наличие у сорта только трех, а не четырех доминантных генов *Vrn*.

Все изученные сорта Казахстана имеют доминантный ген *Vrn1* (см. табл. 2.33). В то время как для приграничных с Северным Казахстаном районов Западной Сибири у 1,6 % сортов показан моногенный контроль ярового типа развития доминантным геном *Vrn2*. Из группы сортов, имеющих моногенный контроль признака и генотип *Vrn1Vrn1 vrn2vrn2 vrn3vrn3* (см. табл. 2.33), только сорт Лютесценс 70 районирован в Тюмени [Государственный реестр..., 2001]. Заметим, что такой генотип, по данным В.И. Файта и А.Ф. Стельмаха [1993б], характерен для трети сортов Западной Сибири, и, по их данным, частота его встречаемости здесь равна 27,9 %. Для районированных сортов Казахстана такой тип контроля не характерен, и он обнаружен только в селекционном материале. Моногенный контроль доминантным геном *Vrn3* не выявлен ни у одного образца. Это может быть связано с относительной позднеспелостью материала с таким типом контроля [Гончаров Н.П., Ригин Б.В., 1989]. Как видим, у большинства образцов Казахстана яровой тип развития контролируется дигенно (см. табл. 2.33). Из 12 сортов, имеющих генотип *Vrn1Vrn1 Vrn2Vrn2 vrn3vrn3*, в Казахстане районированы четыре – Казахстанская 10, Казахстанская 12, Казахстанская раннеспелая и Пиротрикс 28, пятый – Казахстанская 9 – в Уральском регионе [Государственный реестр..., 2001]. Все сорта этой группы рекомендованы и высеваются в северных областях Казахстана, а сорт Казахстанская 10 также районирован в Киргизии и Башкирии. Шесть сортов имеют генотип *Vrn1Vrn1 vrn2vrn2 Vrn3Vrn3*, два из которых – Казахстанская 3 и Казахстанская 4 – районированы в южных областях Казахстана. Причем последний даже в условиях сильной засухи позволяет получать высокие урожаи зерна. Это подтверждает вывод А.Ф. Стельмаха [1986б] о преимуществе в зонах возделывания с повышенными температурами воздуха во время налива зерна сортов с доминантным геном *Vrn3*. Показано, что более 70 % из изученных сортов в районах с такими условиями (в том числе и в приэкваториальных странах) имеют доминантный ген *Vrn3* [Стельмах А.Ф., Авсенин В.И., 1983в]. В то же время доминантный ген *Vrn3* выявлен нами и в сортименте Бухары [Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1999], где все пшеницы испокон веков сеяли осенью [Попова Г., 1929].

Таким образом, хотя более высокая частота встречаемости того или иного доминантного гена может быть обусловлена множеством причин, тем не менее для генов, контролирующих тип и скорость развития, т. е. детерминирующих скороспелость, это не может быть вызвано ни волюнтаристскими решениями, ни “модой” на определенный фенотип, так как исследуемый признак напрямую связан с зерновой продуктивностью. Следо-

вательно, мы можем обсуждать адаптивную ценность тех или иных доминантных генов *Vrn*, определяемую как возможность оставить больше потомков в следующем поколении [Эрлих П., Холм Р., 1966]. Локальная адаптация может быть определена на основании оценки различия частот генов [Левонтин Р., 1978]. Если различие в частотах связано с существующей системой размножения сортов, то доли генотипов не должны отличаться от таковых, полученных для бывшего Советского Союза в целом. Из табл. 2.34 видим, что это не так.

Поскольку у всех изученных сортов Казахстана выявлено наличие доминантного гена *Vrn1*, мы не сравнивали частоты доминантных генов, так как по этой причине у нас не было оснований говорить об их равнозначности. Более того, А.Ф. Стельмах [1983] полагает, что *Vrn1* обеспечивает увеличение общей скороспелости сорта, в то время как другие доминантные гены *Vrn* контролируют приспособленность к более узким климатическим условиям. Поэтому в табл. 2.34 представлены данные, касающиеся только частот встречаемости генотипов.

В настоящее время реально существует два способа оценить селекционную и(или) иную ценность того или иного доминантного гена *Vrn*:

1) изучение изогенных линий по генам данной системы, созданных на основе одного сорта [Стельмах А.Ф., Авсенин В.И., 1983а];

2) анализ частот их встречаемости в материале того или иного региона [Файт В.И., Стельмах А.Ф., 1993б].

Одним из основных недостатков первого способа для исследуемой системы генов является то, что все существующие в настоящее время отечественные наборы изогенных линий созданы на основе озимых, абсолютно не приспособленных для зон возделывания яровой пшеницы сортов [Стель-

Таблица 2.34

**Сравнение частот встречаемости генотипов по генам *Vrn*
сортс Казахстана, Западной Сибири и бывшего СССР**

Генотип (гаплоидный)	Число сортов и селекционных линий			G критерий для пар	
	Казахстан	Западная Сибирь ¹	СССР ²	Казахстан–За- падная Сибирь	Казахстан– СССР
<i>Vrn1vrn2vrn3</i>	5	22	84	0,80	1,41
<i>vrn1Vrn2vrn3</i>	0	2	22	1,23	4,21*
<i>vrn1vrn2Vrn3</i>	0	0	6	–	1,18
<i>Vrn1Vrn2vrn3</i>	12	53	135	1,54	0,20
<i>Vrn1vrn2Vrn3</i>	7 ³	0	14	17,34***	8,18*
<i>vrn1Vrn2Vrn3</i>	0	0	7	–	1,37
<i>Vrn1Vrn2Vrn3</i>	4	0	0	10,18**	18,37***
ВСЕГО:	28	77	268		
Гетерогенность, χ^2				34, 13***	57,74***

Примечание: ¹ – из работ [Калашник Н.А., Сулейменова Г.С., 1990; Файт В.И., Стельмах А.Ф., 1993а]; ² – из “Генотипы...” [1985] и “Каталог...” [1987] и табл. 2.17 и 2.33; ³ – суммарно с данными К.К. Шулембаевой [1985]; * – $P > 0,95$; ** – $P > 0,99$; *** – $P > 0,999$.

мах А.Ф., Авсенин В.И., 1983а]. Поэтому такой анализ является предварительным. Второй способ предпочтительнее, так как предполагает изучение частот встречаемости генов (генотипов) в наборах высокоприспособленных, районированных сортов конкретной рассматриваемой зоны.

Представленные в табл. 2.33 результаты изучения 28 яровых сортов и селекционных образцов мягкой пшеницы Северного и Юго-Восточного Казахстана позволяют нам провести такой анализ. Теоретически возможно существование восьми гомозиготных по трем локусам генов *Vrn* генотипов. В наших экспериментах у сортов обнаружено только четыре из них. Не были выявлены генотипы *vrn1vrn1 Vrn2Vrn2 vrn3vrn3*, *vrn1vrn1 vrn2vrn2 Vrn3Vrn3* и *vrn1vrn1 Vrn2Vrn2 Vrn3Vrn3*, а также озимый фенотип. К сожалению, информация о генетическом контроле типа развития у сортов других бывших Среднеазиатских республик СССР фрагментарна [Каталог..., 1987] (см. также табл. 2.17), и мы не можем сравнивать частоты генотипов в их сортименте с таковыми Казахстана. Для Западной Сибири, близкого по условиям к Северному Казахстану региона, ранее было показано, что большинство возделываемых здесь сортов (70,5 %) имеют генотип *Vrn1Vrn1 Vrn2Vrn2 vrn3vrn3* [Файт В.И., Стельмах А.Ф., 1993а]. Причем доминантный ген *Vrn3* не был обнаружен ни у одного из 59 изученных этими авторами сортов, равно как ни у одного из них яровой тип развития не определялся сразу тремя доминантными генами. Даже использование в качестве родительской формы для сорта Алтайская 81 индийского сорта Shhorti Lerma (носителя доминантного гена *Vrn3*) не привело к его появлению у этого сорта [Файт В.И., Стельмах А.Ф., 1993б]. Частоты встречаемости генотипов в рассматриваемых регионах достоверно отличаются (см. табл. 2.34). Различия вызваны отсутствием в сортах Западной Сибири доминантного гена *Vrn3* и его высокой частотой встречаемости в сортах Казахстана (39,29 %).

Обсуждая перспективы использования в селекции разных доминантных генов *Vrn* для изменения скорости развития сортов мягкой пшеницы для двух различных зон Казахстана (Юго-Восточного и Северного), еще раз заметим, что все районированные в последние годы в Северном Казахстане сорта по генам *Vrn* имеют только генотип *Vrn1Vrn1 Vrn2Vrn2 vrn3vrn3*. Наличие ранее выполненного исследования стародавних сортов Северного Казахстана [Каталог..., 1987] позволяет сравнить тенденции в селекции культуры, имевшие место в регионе за последние 35 лет. Такое сравнение показывает, что наиболее адаптивно ценный генотип, каковым является *Vrn1Vrn1 Vrn2Vrn2 vrn3vrn3*, не изменился. Правда в Казахстане совсем исчезли из возделывания сорта с генотипом *Vrn1Vrn1 vrn2vrn2 vrn3vrn3*. Следовательно, при селекции мягкой пшеницы для Северного Казахстана можно рекомендовать и далее придерживаться ранее выработанной стратегии в выборе исходного материала и использовать в скрещиваниях сорта, имеющие дигенный контроль признака и генотип *Vrn1Vrn1 Vrn2Vrn2 vrn3vrn3*. Для Южного Казахстана перспективным является использование источников с доминантным геном *Vrn3*, однако в сочетании с доминантным геном *Vrn1*.

Результаты изучения географического распределения генов *Vrn* местных и коммерческих сортов представлены в табл. 2.17 и на рис. 2.8, 2.9. Они позволяют оценить преимущества сортов с определенными генотипами по генам *Vrn* при конкретных условиях возделывания в тех или иных регионах и связать их экспрессию с оптимальной длиной вегетационного периода, т. е. тем или иным типом спелости.

Результаты определения генотипов сортов по генам *Vrn* позволяют сделать заключение, что частоты встречаемости генов, контролирующих признак, различаются как между странами (см. табл. 2.17, 2.20 и рис. 2.10, 2.11), так и с течением времени (см. рис. 2.9). Данные различия возникают из-за неодинакового влияния разных доминантных генов *Vrn* на выраженность признака “длина вегетационного периода” [Стельмах А.Ф., 1981; Гончаров Н.П., Ригин Б.В., 1989], и вытекающие из этого следствия можно интерпретировать следующим образом.

Доминантный ген *Vrn1* (*Vrn-A1*). Это наиболее сильный в своем фенотипическом проявлении доминантный ген. Считается, что он обладает эпистазом по отношению к другим, детерминирующим признак, доминантным генам [Pugsley A.T., 1971]. Для него показано наличие множественных аллелей [Klaimi Y.Y., Qualset C.O., 1974; Koval S.F., Goncharov N.P., 1998] и дозового эффекта [Гончаров Н.П., 19866]. Частота его встречаемости в современных и стародавних сортах ряда стран представлена на столбцевых диаграммах (см. рис. 2.9). Видим, что ранее, особенно в сортах Европы (см. рис. 2.10), данный ген был распространен не так широко, как в настоящее время. Это, вероятно, было вызвано отсутствием деления сортимента Европы в конце XIX–начале XX в. на строго яровой и строго озимый. В большинстве пшеницесеющих стран культивировались так называемые двуручки. Их можно было выращивать как при озимом, так и при яровом посеве. Более того, культура яровой пшеницы не заходила, как в настоящее время, так далеко на север, где преимущественно возделывались ячмень [Синская Е.Н., 1969] и рожь [Бараш С.И., 1971]. Однако она была распространена на самых южных оконечностях Европы. В настоящее время яровой клин сдвинулся в Восточную Европу за счет расширения зон возделывания озимой пшеницы на районы Западной и Южной Европы, которые раньше были традиционно заняты яровой культурой. В первой четверти XX века культура озимой пшеницы распространилась даже на территорию Норвегии.

Стародавние и местные сорта Индии, Турции и Таджикистана также имеют доминантный ген *Vrn1* (см. табл. 2.17 и рис. 2.11), но в сочетании с каким-либо еще. Сорт Галгалос, проникший в Армению, по сообщению М.Г. Туманяна [1929], из восточных провинций Анатолии в русско-турецкую войну 1877–1878 гг., имеет только доминантный ген *Vrn1*. Наличие доминантного гена *Vrn1* не обнаружено нами у местных форм Китая. Исключение составляют несколько яровых форм, выделенных как примесь из трех озимых образцов к-28470, 6644Red (к-28634) и Ю-дзы-май.

Доминантный ген *Vrn2* (*Vrn-B1*). Стародавние сорта Европы в основном представлены поздними по датам колошения генотипами, отзываются

щимися на яровизацию ускорением колошения. Яровой тип развития большинства из них контролируется единственным доминантным геном *Vrn2* (см. рис. 2.10). В Центральной и Южной Европе широко культивировали не только мягкую пшеницу, но и спельту. Последнюю считают возникшей в приальпийской зоне [Синская Е.Н., 1969]. У изученных образцов спельты Европы яровой тип развития также контролируется только этим доминантным геном (см. табл. 2.20). Доминантный ген *Vrn2*, по данным отечественных исследователей [Звейнек С.Н. и др., 1984; Стельмах А.Ф., 1986], обуславливает фенотип так называемых двуручек. Высказывается гипотеза о связи с этим феноменом разных аллелей доминантного гена *Vrn-B1* [Майстренко О.И., 1992; Efremova T.T. et al., 2011; Shcherban A.B. et al., 2012].

Из документально зафиксированной истории возделывания пшеницы в нашей стране известны случаи, когда сортимент двуручек успешно замещался на озимый. Один из таких примеров – Новороссия (Северное Причерноморье) – зона возделывания двуручек типа Крымок, которые уже в 1920–1930-е гг. были полностью вытеснены из производства озимыми сортами. Другой пример: в 60-х годах XIX века в центральных областях Украины был известен сорт Гирка “ярозимного сева” (двуручка) [Якубцинер М.М., 1956], а начиная с первой трети XX в. здесь в основном стали возделывать озимые сорта. Третий пример: в омской лесостепи, в зоне возделывания сорта Омская 9, яровой тип развития которого контролируется моногенно доминантным геном *Vrn2*, в настоящее время также успешно вводится озимый клин [Рутц Р.И., 1995]. Подобная картина имела место и в странах Восточной Европы. В Чехословакии знаменитые чешские двуручки Пресивки были заменены на озимые сорта. В последнее время яровые в этой стране использовались только как страховая культура. То же произошло во Франции, в Венгрии еще ранее были вытеснены Банатки, а в Германии – Wechselweizen [Пшеницы..., 1976]. В настоящее время по Краснодарскому краю включены в Госреестр три сорта двуручек, созданные в местном КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко [Беспалова Л.А. и др., 2010].

Таким образом, на основе анализа частот встречаемости генотипов возделываемых сортов пшениц можно выявить зоны, где введение в культуру озимых сортов пшеницы может быть успешным, т. е. строить прогноз в стратегическом плане и планировать развитие тенденций в изменениях фенотипов возделываемых сортов по длине вегетационного периода (спелости).

При селекции итальянских сортов были использованы стародавние пшеницы Югославии [Якубцинер М.М., 1956]. Те и другие представлены в основном позднеспелыми формами, яровой тип развития которых детерминирован единственным доминантным геном *Vrn2* (табл. 2.17, 2.20).

У местных сортов Китая доминантный ген *Vrn2* нами не выявлен. По данным Б.В. Ригина с соавт. [Генотипы..., 1985], он обнаружен только у одного из 10 изученных ими образцов Китая, причем при наличии у этого сорта еще одного доминантного гена – *Vrn1*. В сортименте других стран

Азии наблюдалась та же картина (см. табл. 2.17, рис. 2.11). Можно сделать вывод о том, что доминантный ген *Vrn2* вообще не характерен для азиатского региона. Исключение составляет сортимент Турции, который, вероятно, ведет свое происхождение от византийского материала, так как основная область возделывания здесь яровой пшеницы – Центральная Анатолия [Рабинович С.В., 1972]. Интересно отметить, что доминантный ген *Vrn2* выявлен у образца эндемичного для Памира вида *T. antiquorum* (см. табл. 2.21). Ген с высокой частотой встречается у старых местных форм европейской *T. spelta* (см. табл. 2.20).

Кроме стран Европы доминантный ген *Vrn2* очень широко распространен в сортах Северной Америки и Австралии. Причем в последней, по приведенным в “Каталоге...” [1987] данным, из 75 изученных сортов только 9 его не имеют. Еще у 9 изученных А.Ф. Стельмахом с соавт. [Каталог..., 1987] сортов яровой тип развития определяется моногенно. Отметим, что Австралия – наиболее подробно геногеографически изученный регион. Известно, что западно-украинские формы с геном *Vrn2* были источником этого гена для австралийских сортов Federation и Hard Federation. Согласно представленным в “Каталоге...” [1987] данным, половина сортов Австралии имеет только ген *Vrn2*, другая половина – *Vrn2* в сочетании с *Vrn1*. Вероятно, такое широкое распространение данных доминантных генов обусловлено не только европейским происхождением сортов этих стран, но и местными климатическими условиями. Несмотря на то что австралийский селекционер W. Farrer широко использовал при селекции мягкой яровой пшеницы индийские скороспелки [Рабинович С.В., 1972], доминантный ген *Vrn3* не был обнаружен у сортов его селекции [Каталог..., 1987].

Доминантный ген *Vrn3* (*Vrn-D1*). Из всех изученных нами стародавних сортов Европы только итальянские коммерческие сорта Florio и Mantana имеют доминантный ген *Vrn3*. В своей родословной они восходят к японскому сорту Akakomugi [Якубцинер М.М., 1959a; Zeven A.C., Hissink-Zeven N.Ch., 1976]. Б.В. Ригин с соавт. [Генотипы..., 1985] сообщают о наличии этого доминантного гена еще у трех итальянских сортов – Oberdan, Quaderna и к-18350, а А.Ф. Стельмах с соавт. [Каталог..., 1987] – еще у одного – Irnerio. Заметим, что последний сорт описан в каталоге ВИР как озимый. Ген нами не выявлен в сортах других европейских стран. Вероятно, его отсутствие в их сортименте можно объяснить довольно поздним появлением данного гена в селекционных программах Европы (Италия), т. е. во время “перехода” сельского хозяйства западно-европейских стран к широкому использованию озимых сортов, в настоящее время практически вытеснивших яровой сортимент. Нельзя исключить и другие причины, в частности, возможное отсутствие адаптивной ценности доминантного гена *Vrn3* в условиях юга европейского континента либо непригодности сортов, его имеющих, к практикуемым здесь системам возделывания пшеницы. Поэтому доминантный ген *Vrn3* в данном регионе встречается только у ряда итальянских коммерческих сортов селекции Н. Стрампелли.

Нами подтвержден вывод А.Ф. Стельмаха [Стельмах А.Ф., Авсенин В.И., 1983в; Стельмах, 1987] о широком распространении доминантного гена *Vrn3* в сортах Юго-Восточной Азии и приэкваториальной зоны, а также Среднеазиатских республик бывшего СССР [Джалпакова К.Д. и др., 1986]. Однако нами показана его очень высокая частота встречаемости в стародавнем материале Индии, Китая, Пакистана, Таджикистана и Узбекистана (оазисы Самарканд и Бухара), а также Саудовской Аравии. Это наблюдение не противоречит как данным А.Ф. Стельмаха [Каталог..., 1987], так и К. Kato et al. [1988], но несколько изменяет область распространения данного доминантного гена. Высокая частота встречаемости доминантного гена *Vrn3* в сортах этих стран позволяет сделать вывод о его возможной адаптивной ценности в условиях довольно широкого ареала. Существует мнение, что в Китай культура пшеницы пришла из Индии [Синская Е.Н., 1969]. Хотя более вероятно, по мнению Е.Н. Синской [1969], что и туда она попала из Передней Азии через Среднезападную Азию. В любом случае сортимент всех этих регионов выделяется специфичностью, а именно высокой частотой доминантного гена *Vrn3*. Не очень ясно его отсутствие в стародавних сортах и местных формах (сортименте) Турции. Вероятно, это может быть обусловлено европейскими корнями их происхождения либо спецификой климата в районах возделывания пшеницы.

Уместно заметить удачное использование данного гена в селекционных программах СИММУТ, что, несомненно, повышало адаптивность сортов, его имеющих, к условиям приэкваториальной зоны и способствовало их успешному распространению. Вопрос, насколько это могло повлиять на частоту встречаемости современных сортов местной селекции в этих странах, требует специального изучения.

Интересно наличие сортов с тригенным контролем ярового типа развития в Тихоокеанском регионе на Северо-Западе США [Santra D.K. et al., 2009].

Доминантный ген *Vrn4* (*Vrn-D4*). Доминантный ген *Vrn4* нами обнаружен только у единственного образца мягкой пшеницы, а именно у Whitchi Wheat из Китая (Северный Ганьсу), и восемью изученными образцами шарозерной пшеницы из Индии и четырех из Пакистана (см. табл. 2.21). Заметим, что только один из 13 изученных образцов этого вида имел иной, чем *Vrn4*, доминантный ген. Изогенная линия Triple Dirk F (с доминантным геном *Vrn4*) по датам колошения достоверно не отличается от линии Triple Dirk B (с доминантным геном *Vrn2*) [Гончаров Н.П., Ригин Б.В., 1989; Goncharov N.P., 2003]. Следовательно, доминантный ген *Vrn4* не увеличивает разнообразия сортимента яровой мягкой пшеницы по длине вегетационного периода. Вероятно, поэтому и отсутствовала необходимость его широкого вовлечения в селекцию. Ген *Vrn4* настолько редок, что только недавно была успешно выполнена попытка его хромосомной локализации [Yoshida T. et al., 2009] и практически он не был использован ни в каких исследованиях по генанализу типа развития. Исключение составляют исследования К. Kato et al. [1988], Е.А. Моисеевой, Н.П. Гончарова [2007] и настоящая работа. Донором доминантного гена *Vrn4* для изоген-

ной линии Triple Dirk F послужил сорт Gabo [Pugsley A.T., 1971]. Исследования А.Ф. Стельмах [1987] не подтвердили его наличия в сорте с одноименным названием. Полученная нами линия сорта Gabo – Gabo-2 из первоисточника (Dr. D. Knott, Saskatoon, Canada) имеет доминантный ген *Vrn4* (см. табл. 2.6). В F_2 гибридов этой линии с почти изогенной линией Triple Dirk F было получено 256 яровых к 0 озимым.

Доминантный ген *Vrn5* (*Vrn-B3*). Ген обнаружен С.N. Law, M.S. Wolfe [1966] в замещенной линии Chinese Spring/Hope 7B и локализован этими же авторами в коротком плече хромосомы 7B. Позднее он не был выявлен ни в образцах сорта Hope [Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 1984; Авсенин В.И., Стельмах А.Ф., 1989], ни у его яровых потомков [Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 1994]. Для объяснения гипотез наследования данный ген нами не привлекался, так как не было ни одного случая расщепления, который бы потребовал для объяснения результатов гибридологического анализа привлечь гипотезу контроля признака с его участием. Хотя наличие доминантного гена *Vrn5* в замещенной линии Chinese Spring/Hope 7B нами подтверждено [Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 1994].

Возможно, доминантный ген *Vrn2* был перемещен в хромосому 7B в результате создания замещенной линии. Из литературы известно, что транслокация между дистальной частью 7BS и дистальной частью 5AL нередкое событие [Khlestkina E.K. et al., 2009]. Эта гипотеза требует дополнительных доказательств, поскольку ни одной крупной транслокации между хромосомами 5B и 7B в замещенной линии Chinese Spring/Hope 7B нами обнаружено не было [Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 1994]. Хотя эта гипотеза и не очень нравится создателям замещенной линии (см. С.N. Law, A.J. Worland [1997]). Неизвестно, локализован ли ген *Vrn-B3* в районе, гомологичном 5AL или 7BS [McIntosh R.A. et al., 1998].

Таким образом, в настоящее время манипулирование различиями по скорости развития мягкой пшеницы возможно только с доминантными генами *Vrn1...Vrn4*. Вероятно, их число связано с происхождением *T. aestivum* в регионе, где часть генофонда диплоидных видов не была задействована при гибридизации предковых форм.

Можно заметить, что при рассмотрении динамики генов *Vrn* от местных образцов через стародавние сорта к коммерческим все большее число последних имеет доминантный ген *Vrn1* (см. рис. 2.9). Даже в мексиканских сортах, созданных в программе CIMMYT, к гену *Vrn3* у более поздно созданных сортов добавляется еще один доминантный ген *Vrn*, чаще всего это ген *Vrn1*. Увеличение возможности манипулирования скоростью развития у возделываемых видов пшениц требует расширения полиморфизма по генам, детерминирующим данный признак.

2.7. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ГЕНОВ *Vrn*

Гены *Vrn*, контролирующие адаптивность к условиям произрастания (признаки “яровость–озимость” и “скороспелость”) относятся к транскрипционным факторам, детерминирующим экспрессию многих генов. Наличие

**Полиморфизм нуклеотидных последовательностей генов *Vrn1* у образцов пшениц
(из: [Головнина К.А. и др., 2009], с изменениями)**

Ген / характер изменчивости	Исследованные образцы			
	Промотор <i>Vrn-1</i>			
Нет делеций (дикий тип)	<i>T. boeoticum</i> : к-20741, к-14384, G1777	<i>T. monococcum</i> : PI 277137, PI 427927, PI 428175, PI 362610, PI 355523, PI 503774, к-20400	<i>Ae. squarrosa</i> : к-54; Геном А: сорт Мироновская 808 <i>T. aestivum</i>	<i>T. urartu</i> : к-33869, PI 538736
Вариант I: делеция 8 п.н. –133...–125	<i>T. boeoticum</i> : к-14384, PI 428217, IG 116196, KU 8136, KU 8120, KU 8059, PI 427328, IG 116198, к-25911, к-20741, IG 45296, к-40117, к-40118	<i>T. sinskajae</i> : к-48993; <i>T. monococcum</i> : к-20400, к-20970, PI 306540, PI 94743, к-18105, КТ 3-5, PI 393496	Геномы В, G <i>Ae. speltoides</i> : Ae46566, Ae46593	<i>T. urartu</i> : PI 428297, PI 428197, PI 538736, IG 45298
Вариант II: делеция 17 п.н. –119...–127			Геном D <i>Ae. squarrosa</i> : к-992, к-865, к-608	
Вариант III: отсутствие делеции 8 п.н. –133...–125, –183Т			Геномы А 10-ти изученных полиплоидов	<i>T. urartu</i> : IG 44829
Вариант IV: делеция 8 п.н. –133...–125; делеция 50 п.н. –62...–112, –184 А → С, –10 С → Т			Геномы А: к-38555 <i>T. timopheevii</i> , сорт Jupateko <i>T. aestivum</i>	

Примечание: п.н. – пар нуклеотидов.

мутаций в таких генах может приводить к нарушению их функции и к значительным изменениям фенотипа растения.

К.А. Golovnina et al. [2010] провели сравнительный анализ последовательностей промоторной области гена *Vrn-1* диких и возделываемых видов пшениц. В результате анализа последовательностей промотора гена *Vrn-1* был выявлен участок, позволяющий четко различать геномы В и D полиплоидных пшениц [Головнина К.А. и др., 2009; Golovnina К.А. et al., 2010]. Последовательности генома А диплоидных пшениц по этому участку также были полиморфны. Делеция 8 п.н. в районе –127 п.н. от старта транскрипции была обнаружена в последовательностях В генома всех исследованных образцов полиплоидных видов пшениц, генома G *T. timopheevii*, всех исследованных образцов диплоидных видов *T. boeoticum* и *T. monosocum* и 4 образцов *T. urartu* (табл. 2.35). Последовательности диплоидных пшениц с делецией были объединены в вариант I (рис. 2.18). Геномы D полиплоидных видов и геном D *Ae. squarrosa* имели в этом месте делецию в 17 п.н. (рис. 2.19). Последовательности геномов В, G и D

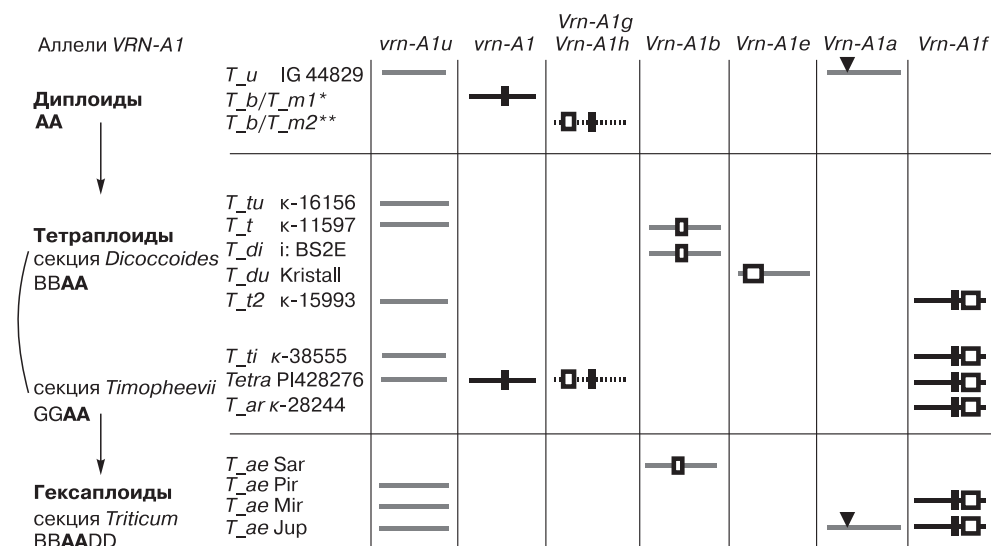


Рис. 2.18. Вариабильность *VRN-A1* промоторов генома А у пшениц различного уровня плоидности (по: [Golovnina К.А. et al., 2010]).

Прямоугольниками указаны делеции (маленький прямоугольник равен 8 п.н.), треугольником – вставки транспозонов. *T_m* – *T. monosocum*, *T_u* – *T. urartu*, *T_b* – *T. boeoticum*, *T_tu* – *T. turgidum*, *T_di* – *T. dicoccum*, *T_du* – *T. durum*, *T_t* – *T. turanicum*, *T_ti* – *T. timopheevii*, *T_ar* – *T. araraticum*; Sar – замещенная линия мягкая пшеница Саратовская/рожь Вьетнамская 5R(5A), Pir – сорт Пиротрикс 28, Mir – сорт Мироновская яровая, Jup – сорт Jupateko, к – номер по каталогу ВИР. *T. b./T. m.** – к-14384, PI 428217, IG 116196 *T. boeoticum*; к-20400, КТ 3-5, к-20970, PI 306540 *T. monosocum*. *T. b./T. m.*** – аллель *Vrn-A1g* выявлена у к-18105 *T. monosocum* и к-40117 *T. boeoticum*; *Vrn-A1h* – у IG 116198, PI 427328, к-20741, IG 45296, к-40118, KU 8136, KU 8120, KU 8059 *T. boeoticum*.

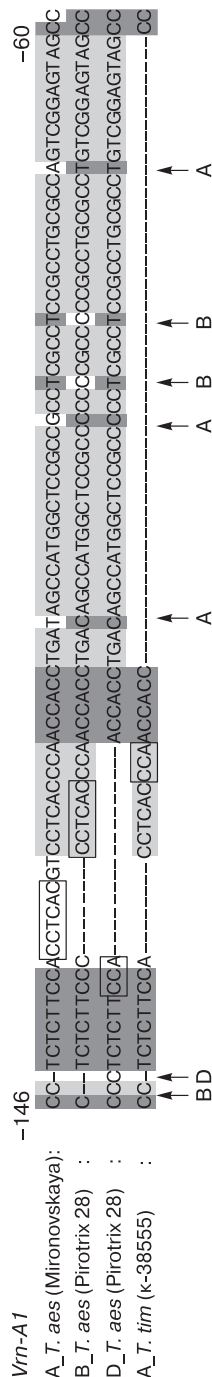


Рис. 2.19. Участки выравнивания промотора гена *Vrn-A1*, содержащие делеции, фланкированные прямыми повторами (из: [Головнина К.А. и др., 2009]).

Повторы выделены рамкой. Позиции нуклеотидов обозначены относительно генома А *T. aestivum* (AY747600). Буквами слева обозначены различные геномы полиплоидных пшениц. Стрелками показаны геномспецифичные позиции. Сокращения: *T. aes* – *T. aestivum*, *T. tim* – *T. timopheevii*, Mironovskaya – сорт Мироновская юбилейная. В скобках после названия вида дано название сорта или номер по каталогу ВИР.

имели в исследуемом участке еще ряд нуклеотидных замен, определяющих их специфичность (см. табл. 2.35, рис. 2.19).

Последовательности промотора гена *Vrn-A1* одного образца IG 44829 *T. urartu* и геномов А из различных образцов полиплоидных видов, за исключением образцов *T. timopheevii*, сорта Jupateko *T. aestivum*, такой делеции не содержали и в позиции –183 содержали тимидин вместо аденина у геномов В и цитозина у генома А диплоидов и генома D гексаплоидов (рис. 2.18, вариант III). А геномы *T. timopheevii* и сорта Jupateko *T. aestivum* кроме делеции в положении –127 содержали делецию в 50 п.н. в позиции –62...–112 и еще несколько специфичных нуклеотидных замен (вариант IV, см. рис. 2.18). Таким образом, один из двух вариантов гена *Vrn-1*, выявленных у *T. urartu*, идентичен последовательности варианта III генома А полиплоидных пшениц, тогда как у *T. boeoticum* и *T. monocossum* таких вариантов не обнаружено.

На основе полученных результатов можно заключить, что диплоидные виды пшениц *T. urartu*, *T. boeoticum* и *T. monocossum* имеют различные варианты их геномов А, тогда как в геномах А полиплоидных видов практически никакой гетерогенности не обнаружено, за исключением таковой в промоторе гена *Vrn-1* (см. рис. 2.19). Вероятно, причинами этого являются относительно недавнее происхождение полиплоидных видов пшениц и эффект “бутылочного горлышка”, связанный с domestikацией потомств единичных растений пшениц (см. обзор Н.П. Гончарова и др. [2007a]).

Вариабельность промотора гена *Vrn-1* геномов А может быть либо результатом двух независимых случаев гибридизации с образованием полиплоида, либо результатом эволюционных изменений генома А уже внутри полиплоидного организма. Следует отметить, что у

T. urartu частота встречаемости яровых образцов существенно ниже, чем у *T. boeoticum* [Goncharov N.P., 1998]. Данный факт может косвенно указывать на большую “древность” первого вида по отношению ко второму, так как эволюция травянистых растений шла от многолетности к двулетности и однолетности (яровому типу развития).

Таким образом, были не только описаны новые аллели гена *Vrn-1* [Golovnina K.A. et al., 2010] и исследованы структурные особенности и функции транскрипционных факторов генов *Vrn* у образцов ди- и тетраплоидных видов пшениц, но проведенный сравнительно-генетический анализ наследования признака “яровость–озимость” одновременно у диких и культурных видов пшениц различной ploидности позволил предложить схему молекулярного механизма возникновения яровости в роде *Triticum* и сделать заключение о независимом происхождении яровости (однолетности) у доместифицированных видов пшениц от их диких предков (см. рис. 2.18).

К сожалению, результаты определения аллелей генов *Vrn* в результате гибридологического анализа и с помощью молекулярно-биологических методов не всегда еще совпадают (см.: [Santra D.K. et al., 2009]).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 2. ПУТИ РАСШИРЕНИЯ ГЕНОФОНДА ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦ ПО ГЕНАМ *Vrn*

В данной главе система генов *Vrn*, детерминирующая тип развития (яровость–озимость), рассматривалась как удобная модель для решения вопросов сравнительной генетики. В отличие от многих других, гены *Vrn*, контролирующие тип развития у пшениц, действуют не только в момент кардинального переключения программы индивидуального развития растения по яровому или озимому типу, но и влияют на скорость протекания отдельных фаз развития и контролируют продолжительность всего онтогенеза – от времени выхода в трубку до времени колошения, а следовательно, влияют на скороспелость и урожай. Кроме того, гены *Vrn* относятся к транскрипционным факторам, детерминирующим экспрессию многих генов [Yan L. et al., 2003].

Результаты изучения 184 местных и стародавних сортов гексаплоидных видов пшениц позволяют сделать вывод, что полиморфизм по типу развития у этих видов поддерживается за счет четырех, а для сортов Европы – за счет двух доминантных генов *Vrn*. Это не противоречит данным А.Ф. Стельмаха с соавт. [Каталог..., 1987] и Б.В. Ригина с соавт. [Генотипы..., 1985], полученным для коммерческих сортов.

Если просуммировать все имеющиеся на сегодняшний день результаты по определению генотипов сортов у мягкой пшеницы, то из тысячи изученных образцов только у семи он детерминирован тремя доминантными генами одновременно. Причем такой вариант генетического контроля признака не обнаружен ни у местных и стародавних сортов [Гончаров Н.П., Шитова И.П., 1998; Моисеева Е.А., Гончаров Н.П., 2007], ни у *T. spelta* (см. табл. 2.20).

Дигенный контроль ярового типа развития также описан и у твердой пшеницы – единственного широко возделываемого в настоящее время тетраплоидного вида [Джалпакова К.Д. и др., 1996]. У видов *T. turanicum*, *T. polonicum* и *T. turgidum* обнаружен доминантный ген, неаллельный генам *Vrn1* и *Vrn2* мягкой пшеницы. Временно до определения аллельности всем известным генам нами ему присвоен символ *VrnT*.

У всех изученных диплоидных видов пшениц наблюдался полиморфизм по двум локусам. Дигенный контроль описан у ржи [Суриков И.М., Романова Н.П., 1978], ячменя [Takahashi R., Yasuda S., 1956], *Ae. squarrosa* [Гончаров Н.П., Чикида Н.Н., 1995], *Ae. speltoides* [Гончаров Н.П., Коновалов А.А., 1996] и *T. monosocum* [Ригин Б.В. и др., 1994]. Видимо, для адаптивности любого вида полиморфизма по одному гену, контролирующему альтернативный путь развития, недостаточно. В то же время наличие трех локусов для диплоидного вида – уже избыток. Для обеспечения адаптации любого вида необходимо не менее двух доминантных неаллельных генов *Vrn*, так как в этом случае в популяциях часть потомков гибридных растений будет озимыми. Следовательно, можно было ожидать наличие как минимум двух доминантных генов у каждого из видов-доноров геномов А, В и D полиплоидных пшениц, т. е. всего шесть. В настоящее время у мягкой пшеницы описано только четыре доминантных гена (пятый ген *Vrn5* (*Vrn-B3*) обнаружен только в замещенной линии Chinese Spring/Hope 7B). Наличие только четырех доминантных генов *Vrn* явно недостаточно для нужд селекции, так как длина вегетационного периода – очень важный, с агрономической точки зрения, признак. Для увеличения возможности манипулирования этим признаком стоит проблема интрогрессии в возделываемые сорта пшеницы новых генов *Vrn* из родственных видов. Выполненное исследование показало, что в настоящее время имеется реальная возможность интрогрессировать в мягкую пшеницу еще один дополнительный ген, детерминирующий яровой тип развития либо из диплоидных пшениц [Smith L. et al., 1948], либо из *Ae. speltoides* [Гончаров Н.П., Коновалов А.А., 1996] или *Ae. squarrosa* [Гончаров Н.П., Чикида Н.Н., 1995; Takumi S. et al., 2011].

У *Ae. speltoides* все изученные образцы отзываются на воздействие низкими положительными температурами ускорением развития. Поэтому для незначительного увеличения скорости развития интрогрессию целесообразно проводить из этого вида. Для создания более скороспелых форм желательна интрогрессия гена, контролирующего данный признак, из диплоидного вида *Ae. squarrosa*, у которого нами выявлены наиболее скороспелые для родов *Aegilops* и *Triticum* формы [Гончаров Н.П., Чикида Н.Н., 1995] (например, к-1954 из Ирана).

Составленные карты распределения яровых и озимых образцов у диплоидных видов представлены на рис. 2.14–2.17 (*T. monosocum*, *T. urartu*, *T. boeoticum*, *Ae. squarrosa*) позволяют наметить районы поиска образцов возможных доноров новых доминантных генов *Vrn*.

Другая возможность расширения биоразнообразия возделываемых видов пшениц открывается за счет использования множественных аллелей

доминантных генов *Vrn* с иным фенотипическим эффектом. Описание множественного аллелизма доминантного гена *Vrn1* у мягкой пшеницы [Koval S.F., Goncharov N.P., 1998] и вероятность наличия аллели доминантного гена *Vrn1* со слабым фенотипическим эффектом у *T. dicoccum* [Goncharov N.P., 1999] позволяют надеяться на их успешное вовлечение в селекционную практику у тетра- и гексаплоидных видов.

Вышеизложенное позволяет заметить, что целенаправленная интрогрессия новых генов *Vrn* в настоящее время не лимитируется отсутствием знаний о характере наследования признаков “тип и скорость развития” у потенциальных видов-доноров и что такая интрогрессия реальна.

В заключение заметим, что давно уже не предпринимались попытки обобщения экспериментальных данных и создания общей теории онтогенеза. В опубликованных работах по этому вопросу много противоречивого и неясного. Многие выдвинутые положения уже устарели и не соответствуют современному уровню знаний, и остаются еще нерешенными вопросы, имеющие большое теоретическое и практическое значение. Следующий этап в изучении этих и других вопросов, касающихся типа и скорости развития растений пшеницы, видимо, будет обусловлен применением более тонких методов физиологической генетики и молекулярной биологии.



СТРАТЕГИЯ СОЗДАНИЯ ФЕН- И ГЕНКОЛЛЕКЦИЙ *У Triticum L. И Aegilops L. И ИНТРОГРЕССИЯ* НОВЫХ ПРИЗНАКОВ, ГЕНОВ И АЛЛЕЛЕЙ

Больше экспериментов и меньше теорий –
вот девиз ближайшего времени.

Э. Баур (1913, с. 306)

Успех в изучении частной генетики любого вида связан с наличием – отсутствием генетических коллекций¹ [Смирнов В.Г., Соснихина С.П., 1983]. В нашей же стране ввиду отсутствия отечественных генетических коллекций пшениц проведение таких работ связано с наличием фенколлекций (или, другими словами, признаков коллекций) [Мережко А.Ф. и др., 1996; Митрофанова О.П., 1993, 1994, 1997; Гончаров Н.П., 1993, 1999, 2002; Гончаров Н.П., Шумный В.К., 2008], т. е. опирается в основном на фонды ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (г. С.-Петербург) и других учреждений растениеводческого профиля. Причем эта проблема не чисто российская: проблемы со сбором и сохранением генетических коллекций наблюдаются во всем мире, хотя еще в 1958 г. на 1-м Международном симпозиуме по генетике пшениц А.Т. Pugsley [1958] поставил вопрос о необходимости их сбора и организации сохранности. С тех пор вот уже более 60 лет всем очевидно, что выделение и сбор фенетических (признаковых) коллекций возделываемых и диких видов, создание, репродуктивное и эффективное сохранение линий с известным генетическим контролем признаков, а также линий с интрогрессиями чужеродного материала являются гарантией сохранения их специфического пула генов для последующего использования в фундаментальных и прикладных целях (в том числе и в аграрных технологиях будущего). Однако проблема не только не решена, но и даже не решается ни у нас, ни на Западе ввиду ведомственных барьеров (в России фен- и генколлекции создают в основном вузы и институты РАН, а основной генбанк находится в системе РАСХН). Такие коллекции могут использоваться в качестве модельных объектов для самых различных экспериментов, а фенколлекции являются также удобным материалом и для филогенетических построений [Голов-

¹ У разных авторов можно встретить различные определения термина “генетические коллекции”. Чаще всего под генетическими коллекциями понимают материал с идентифицированным характером наследования тех или иных признаков [Смирнов В.Г., Соснихина С.П., 1983].

нина К.А. и др., 2009]. Поэтому считаем уместным рассмотреть вопросы создания фен- и генколлекций у *Triticum* L. и *Aegilops* L. и интрогрессии новых признаков, генов и аллелей в одной главе.

3.1. СОЗДАНИЕ, ПОДДЕРЖАНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФЕН- И ГЕНКОЛЛЕКЦИЙ ПШЕНИЦ И ИХ СОРОДИЧЕЙ

В начале остановимся на некоторых наиболее важных, с нашей точки зрения, общих моментах: 1) терминологии; 2) принципах сохранения и поддержания коллекций.

ТИПЫ КОЛЛЕКЦИЙ. Коллекционирование различных предметов материальной, духовной культуры или объектов природы имеет длительную историю и является одним из методов научного исследования. Оно складывается из непрерывного накапливания материала, его обработки, хранения и оформления, а также изучения и использования в познавательных, учебных, культурно-просветительских и иных целях [Программы..., 1891].

Во многих странах созданы коллекции (банки генов) растительных ресурсов (зародышевой плазмы)², но ни в одном из учреждений, занимающихся такой деятельностью, не существует отделов коллекционирования (или коллектирования, если пользоваться другой терминологией), поэтому теоретические вопросы создания и эффективного поддержания не являются приоритетными и разрабатываются не систематически и крайне поверхностно.

Коллекция (от лат. *collectio* – собрание) – систематизированное собрание объектов природы (в нашем случае зародышевой плазмы растений), с необходимой полнотой раскрывающее намеченное содержание, имеющее научное, историческое, познавательное или иное значение и оформленное в доступном для личного или общественного пользования виде. В то же время, оставаясь делом сугубо индивидуальным, она всегда связана с конкретным лицом (или группой лиц), как правило, заложившим (определившим) основные принципы их формирования, сохранения и т. д. Не являются исключением и коллекции растительных ресурсов, хотя и поддерживаемые, как правило, государственными учреждениями, в которых именные коллекции не выделяются и не поддерживаются в виде отдельного делопроизводства.

Мы не смогли найти работы, посвященные коллекционированию (сбору) зародышевой плазмы растений как специализированной деятельности. Имеющиеся же посвящены только общим принципам создания коллекций [Мальцев А.И., 1912; Регель Р.Э., 1914], сбору [Грумм-Гржимайло А.Г., 1986; Штуббе Х. и др., 1989], поддержанию и сохранению генофонда в существующих коллекциях [Генетические ресурсы..., 1976; Брежнев Д.Д., 1978; Вепринцев Б.Н., Ротт Н.Н., 1985; Изучение..., 1985] либо живых растений в ботанических садах [Цицин Н.В., 1975] и т. д.

² В 1960-х г. была предложена концепция генетических ресурсов растений (“plant genetic resources”).

Для того чтобы коллекции имели научную или учебную ценность, необходимо соблюдать ряд правил. Не последнее среди них – требование к их сохранности и чистоте (см., например, [Мальцев А.И., 1912]). Несмотря на очевидную важность этих проблем, они не входят в круг вопросов, рассматриваемых в настоящей работе. Они в настоящее время не имеют сколько-нибудь удовлетворительного решения. Поэтому каждое учреждение решает их в связи со своими сложившимися традициями.

Тенденции развития направлений коллекционирования, формирования основных понятий и различных его видов на материале российских словарей и энциклопедий рассмотрены в работе П. Скаткина [1972]. Заметим только, что впервые оно как вид специализированной деятельности упоминается относительно собирания книг, минералов и растений в многотомном “Словаре Академии Российской” в издании 1806–1825 гг.

Если рассматривать генколлекции растительных ресурсов с точки зрения обычного процесса коллекционирования, например, марок, монет, книг, произведений искусства, а также создания гербариев, зоологических, геологических и почвенных коллекций, возможно предложить их следующую классификацию (типизацию) [Гончаров Н.П., 1993]. В данном случае под классификацией понимается разбиение множества на подмножества [Розова С.С., 1986].

Во-первых, по **форме** коллекций.

Коллекции растительных ресурсов можно разделить на два основных вида: гербарий и живые коллекции. Первый вид не является объектом нашего рассмотрения, и мы опускаем все вопросы, его касающиеся, хотя его типизация разработана основательно (см. обзор [Куприянов А.Н., 2001]). Ресурсные коллекции могут поддерживаться в виде живых растений, в семенах либо посевном материале, в виде фондов пыльцы, вегетативных органов, в культуре клеток или тканей (пробирочные культуры), в банках рестриктов ДНК и т. д.

Во-вторых, по **типу** коллекций.

Коллекционирование универсальное – первоначальный вид, при котором собирались все доступные образцы, причем считалось, что сбор материала всегда можно провести заново (повторно). Создание этого вида коллекций значительно сократилось после достижения определенных объемов, уже не позволявших учреждениям справиться с вновь поступающим и накопленным материалом. Это, например, обусловило в ряде отделов ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова наличие двойной нумерации. В ряде его отделов изначально материал получает интродукционный номер (индекс и-000000), который затем в случае положительного решения о сохранении образца на основании трехлетних испытаний (в основном по хозяйственно-биологическим признакам) он переводится в постоянный каталог и получает постоянный номер с индексом “к-000000”. Весь остальной материал обезличивается как при негативном отборе при селекционном процессе. По тем культурам, где малы объемы вновь поступающего материала, он сразу каталогизируется и поступает в основной каталог [Изучение..., 1985]. В США хранят весь собранный материал безотносительно изменения взглядов на проблемы коллектирования, и его никогда

не уничтожают [Кредок Дж., 1976]. Следует заметить, что результаты ресурсных экспедиций не хранятся отдельно как памятники духовной культуры ни в одном из генбанков мира, хотя, как и при других видах коллекционирования, они представляют несомненный интерес. Гербарный лист, минерал или зоологический препарат – всегда именные. В последнее время все чаще обсуждается проблема создания так называемых “оптимальных коллекций” [Романова Ю.А. и др., 2001]. Проблема связана с невозможностью без должного финансирования поддерживать значительные (в сотни тысяч) коллекции генетических ресурсов. Единственный выход – либо долгосрочная консервация при низких температурах, либо сокращение дублетов и оперативное хранение только определенных наборов оптимальных коллекций культур, например, стержневых (core collection).

Ниже приводим типизацию коллекций, согласно Н.П. Гончарову [1993], с незначительными изменениями.

Коллекция видов чаще всего выступает как инструмент при обучении, как основа для формирования признаков коллекций и как основа при таксономических и филогенетических исследованиях. При этом, например, ряд разновидностей *Triticum spelta* L. в настоящее время не сохранились [Каталог..., 2004] даже в крупнейших генбанках мира, так как не было цели их специально поддерживать. Это связано не в последнюю очередь с тем, что таксономией возделываемых растений занимаются в основном не в ботанических учреждениях.

Коллекция генеральная – включает материал из многих стран, а иногда и со всего мира. На растительных объектах ее создание недостижимо даже *a priori*. Поэтому коллекции типа “Мировая коллекция ВИР” или “USDA World Wheat Collection” – это только благое пожелание и указание направлений работы этих учреждений.

Коллекция по странам – утвердилась тенденция к ограничению собирания образцов нескольких или группы стран (например, ВИР при Н.И. Вавилове, а также немецкие и японские генбанки в настоящее время – из генцентров; департамент сельского хозяйства США – из стран с высокой культурой земледелия и т. д.). Такая тенденция привела к отказу даже от декларирования сбора коллекций **генеральных**. Это форма классического коллекционирования, хотя и в них сборы ресурсных экспедиций не сохраняются как единое целое и не рассматриваются как феномен (культурное достояние).

Коллекция мотивная – стремится полностью раскрыть содержание определенного мотива. При этом безразлично, рассматриваются ли мотивы группы (например, коллекция пшениц стран WANA (West Asia and North Africa), генбанк ICARDA, г. Алеппо, Сирия или пшениц высокогорий (например, коллекция Памирского биологического института АН Республики Таджикистан)), содержание которых исследователи стремятся раскрыть полностью. Коллекции этого вида представляют собой отправной пункт для развития **тематической и документальной** коллекций.

Коллекция тематическая – используется для разработки темы теоретического или прикладного характера, выбранной самим исследователем (например, короткостебельность [Мережко А.Ф., 19846]). В отличие от **мотивной** не стремится к полноте материала.

Коллекция документальная – основывается на современных материалах, подлежащих хранению в качестве эталонов (стандартов)³. В СССР и России представленный к районированию (переданный в Госсортсеть на испытание) сорт в обязательном порядке должен быть передан в коллекцию ВИР, ранее в его отдел – Госсортсеть РСФСР (Всесоюзную сортосеть ВИР), организованный на базе Бюро размножения и выведения новых сортов и культур [Гончаров Н.П., 2009]. В настоящее время, после формирования специального отдела ВИР, не выделяется в самостоятельное производство и является дополнительной (необязательной) нагрузкой ресурсных отделов ВИР. Как следствие – создание в селекционных учреждениях собственных коллекций по истории селекции, поддерживаемых для использования в качестве внутренних стандартов. Реорганизация Госсортсети РФ привела к тому, что даже лучшие сорта снимаются с районирования, если никакое учреждение не ведет их семеноводство.

Коллекция по истории селекции – формируется в НИУ селекционного профиля. Как правило, содержит сорта селекции данного учреждения, реже – “обслуживаемого” им региона.

Коллекция учебная – используется в учебных целях либо как материал, построение которого призвано пропагандировать общие или специальные знания по растениеводству или селекции [Уколов А.А. и др., 2006], что вообще не предполагает их сохранения после окончания педпроцесса тем или иным педагогом.

Коллекция специализированная – ограничивается небольшой областью (например, красноколосые пшеницы Сибири и т. д.). Служит основой для создания коллекции исследовательской.

Коллекция исследовательская – охватывает специальный раздел одной из областей исследования. Нередко получается при постоянной разработке (формировании) **специализированной** коллекции, при изучении частных проблем. Встречаются комбинированные исследовательские и специализированные коллекции. К последнему типу можно отнести коллекции **признаковые** и **генетические**, являющиеся инструментом для филогенетических, генетических и молекулярно-биологических исследований. Такие коллекции рассчитаны на исследование той или иной тематики или решения проблемы, после его завершения не хранятся. К ним можно отнести, например, реконструкцию E.S. McFadden, E.R. Sears [1946] происхождения *T. spelta* L. (рис. 3.1). Этот амфиплоид в живом виде не сохранился ни в Университете штата Миссури, где он был создан, ни в каком-либо другом учреждении США. Планшет собран нами по образцам, случайно сохранившимся в генбанке Университета г. Киото.

В то же время, например, у полиплоидов исследовательскими коллекциями являются не только генетические и признаковые, но и коллекции линий-абберантов, маркированных отсутствием целой хромосомы (нулли- и моносомии) или ее плеча (монотело- и дителосомии), присутствием

³ В настоящее время разработаны методики выделения ДНК из невсхожих семян [Leino M.W. et al., 2009], гербарных листов [Lister D.L. et al., 2008, 2010] и остатков семян из археологических раскопов [Brown T.A., 1999].



Рис. 3.1. Ресинтез *T. spelta* L. E.S. McFadden, E.R. Sears.

Материнская форма – образец Vernal *T. dicoccum* (А), амфиплоид KU 222 (Б), отцовская форма *Ae. squarrosa* (В).

хромосом в экстрадозах (три- и тетрасомики) и т. д. Создание моносомных линий мягкой пшеницы в бывшем СССР осуществлялось в основном в институтах прикладного характера, как то Селекционно-генетический институт (г. Одесса), НИИСХ Юго-Востока (г. Саратов), КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко (г. Краснодар), СибНИИСХ (г. Омск), КазНИИ земледелия им. В.Р. Вильямса (ныне РПП “НПЦ растениеводства и селекции” МСХ РК, Алматинская обл.) и др.

Коллекция признаковая (фенколлекция), как правило, содержит образцы с хорошо выраженными, четко идентифицируемыми, альтернативными в своем проявлении признаками (например, остистые–безостые, с лигулой–без лигулы и т. д.). К признаковым относятся специализированные коллекции, например **коллекции мутантов**.

Коллекция генетическая – содержит образцы, отличающиеся по признакам с известным генетическим контролем (например, по генам *B1*, *B2*, *Hd*, детерминирующим безостость у мягкой пшеницы).

Как для признаковых, так и для генетических коллекций, в зависимости от их полноты, можно провести деление по всем вышеперечисленным типам, а можно их рассматривать только как коллекции мотивные

или тематические, излишне не детализируя для двух последних случаев рассмотренную выше классификацию. Заметим, что деление на типы генколлекций в данном случае интересует исследователей только как процедура, позволяющая провести сортировку собранного (созданного) материала.

Коллекция рабочая – термин, принятый в селекционных учреждениях, где под ним понимается материал, находящийся в селекционной обработке, формируется исследователем в соответствии с определенными принципами или без оных для решения специальных задач, может являться частью коллекции **исследовательской**.

Ресурсные коллекции также традиционно рассматривают главным образом как материал для селекции. В то же время генетические ресурсы признаков являются материалом для исследований по генетике или ботанике, который может не совпадать с материалом для селекции, а потому требует, по мнению М.М. Магомедмирзаева [1978], специального рассмотрения.

Главным методом генетического анализа является гибридологический, основывающийся (базирующийся) на скрещивании форм, различающихся между собой фенотипически⁴. Поэтому основное условие для успешной работы – создание признаковых, а в последующем на их базе – генетических коллекций.

Создание же генколлекций по признакам с непрерывной изменчивостью, каковым является длина вегетационного периода, процесс непростой и требует тщательной методической разработки. Способы создания признаковых коллекций (как основы для генетических) по количественным признакам на базе коллекции пшениц ВИР подробно рассмотрены в работе А.Ф. Мережко [1984б, 1994], который считает возможным деление образцов на две группы:

1) с низкой или высокой (в зависимости от направления селекции) выраженностью признака – источники;

2) отражающие спектр внутривидовой изменчивости по признаку. В последнем случае в связи с необходимостью приведения коллекции ВИР в удобный для пользователей (селекционеров и т. д.) вид и интенсификации ее использования А.Ф. Мережко [1984] предлагает для получения признаковых коллекций использовать интервал деления всей (генеральной) выборки (коллекции) по признаку – “три среднеквадратичных отклонения”. Расчет необходимых объемов специализированной коллекции по признаку “длина вегетационного периода” на примере ячменя подробно рассмотрен в работе Г.Н. Зайцева [1984]. Ранее было показано, что те или иные “генетические типы растений” устойчиво выделяются по показателям дисперсии индексов мерных признаков [Ikehashi H., Ito R., 1971]. Разработка способов фенотипической группировки, т. е. выделение каче-

⁴ Развитие молекулярно-биологических методов ведет к тому, что при определении генотипов проведение гибридологического анализа уже не требуется. Правда при построении генкарт гибридологический анализ все еще нужен.

ственных границ в количественном ряду – одна из важнейших задач при описании наследования количественных признаков.

Основу признаковой коллекции, как правило, составляют фенотипически различающиеся формы. При создании фенетических коллекций по такому признаку, как длина вегетационного периода, кроме контрастных (альтернативных в своем проявлении) форм – “озимые-яровые” в нее включают и промежуточные (двуручки), а также формы, различающиеся по скорости развития: раннеспелые, позднеспелые, среднеранние, среднепоздние и т. д., т. е. формы, характеризующие как весь спектр изменчивости вида, так и апробационное деление культуры [Методика..., 1971].

ФЕНКОЛЛЕКЦИИ. Наиболее полная фенколлекция пшениц представлена в ВИРе, где к настоящему времени разработана самая дробная в мире классификация пшениц [Пшеница, 1979]. В последнее время создается единая база данных о растительных ресурсах пшениц и эгилопсов Старого Света при International Board of Plant Genetic Research (Рим, Италия) [Hodgkin T. et al., 1992]. К фенколлекциям можно отнести коллекции мутантов (см. ниже), среди которых можно выделить коллекции хромосомных абберантов и т. д.

Коллекция мутантов. У пшениц наиболее значимая коллекция мутантов создана на диплоидном виде *Triticum monosocum* L. [Smith L. et al., 1948]. С ее использованием были определены все семь групп сцепления у данной культуры (см. ниже раздел 3.1.3). К сожалению, к настоящему времени из нее сохранился только один, самый скороспелый, мутант KU 104-1 в коллекциях Японии, и только потому, что на его основе свою коллекцию мутантов создал К. Yamashita. О существовании первой напоминает только генкарта (рис. 3.2).

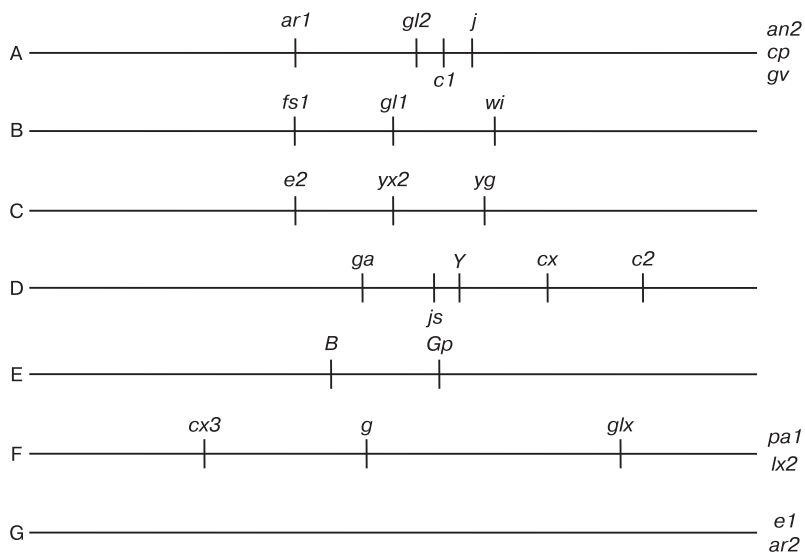


Рис. 3.2. Группы сцепления *T. monosocum* (по: [Smith L. et al., 1947] с дополнением по: [Mosman J.G., Smith L., 1954]).

A...G – группы сцепления *T. monosocum*.

Коллекция аберрантов. В настоящее время коллекции анеуплоидов (см. рис. 1.1) в Западной Сибири поддерживаются в лабораториях: хромосомной инженерии злаков [Ефремова Т.Т. и др., 2008], молекулярной генетики и цитогенетики растений и геномной инженерии ИЦиГ СО РАН, генетики СибНИИРС (Новосибирская обл.); генетики СибНИИСХ (г. Омск) и в секторе генетики пшениц ИЦиГ СО РАН (г. Новосибирск). Всего в бывшем СССР было создано 14 моносомных серий [Гончаров Н.П., 1992]. Планировалось их использовать для получения линий с межсортовым замещением хромосом для селекционных целей [Майстренко О.И., 1972], так как считалось, что это быстрый и эффективный путь улучшения существующих сортов. Он получил название “селекция с ограниченной рекомбинацией”. У тетраплоидных пшениц создание моносомных серий оказалось невозможным, и уже в ранних работах было показано, что моно- и нуллисомные растения у тетраплоидных видов практически не жизнеспособны [Tsunewaki K., 1964b] либо обладают ограниченной жизнеспособностью и фертильностью [Mochizuki A., 1968], поэтому были созданы наборы линий трисомиков [Simeoni R. et al., 1983], двойных дителосомиков [Nishikawa K., p.c.] и геномно-замещенных линий с замещением индивидуальных хромосом геномов А и В таковыми генома D [Jorpa L.R., Williams N.D., 1988] (см. схема с. 19).

Коллекция геномно-замещенных линий (см. рис. 1.8) поддерживается в Западной Сибири только в двух подразделениях: в лаборатории молекулярной генетики и цитогенетики растений и секторе генетики пшениц ИЦиГ СО РАН [Гончаров Н.П., Шумный В.К., 2008]. Коллекция амфиплоидов (рис. 3.3, 3.4) – только в одном. Из всех рукотворных амфиплоидов исключение составляет только $\times$ *Triticale* ($\times$ *Secalotricum*), возделываемый в настоящее время на значительных площадях и представленный в коллекциях многих генбанков мира.

ГЕНКОЛЛЕКЦИИ. Род *Triticum* представлен ди- ($2n = 14$), тетра- ($2n = 28$) и гексаплоидными ($2n = 42$) видами, и, как мы уже отмечали выше, в настоящее время не существует сколько-либо полных генетических коллекций ни по одному из видов родов *Triticum* и *Aegilops*. Однако проблема создания генколлекций на пшенице как самостоятельная задача никогда не стояла перед тритикологами, хотя вопрос сохранения наборов генетически изученных образцов ставился неоднократно (см., например, [Pugsley A.T., 1958]). Причин тому было несколько:

1) генетика основного для сельскохозяйственного производства вида мягкой пшеницы *T. aestivum* (естественного аллогексаплоида, $2n = 6x = 42$) в течение последних 50 лет изучалась исключительно с применением анеуплоидных линий [Morris R., 1959–1982; Гончаров Н.П., 1992]. Использование анеуплоидов для локализации и картирования генов не требовало создания и поддержания сколько-либо полных генетических или признаковых коллекций;

2) возделывание в разных странах различных видов тетраплоидных пшениц не способствовало координации работ по изучению их генетики;

3) генетическая коллекция мутантов однозернянки ($2n = 14$) *T. monosocum*, созданная L. Smith с сотр. в 1930–1950 гг., утеряна, а коллекция,



Рис. 3.3. Колосья рукотворных алло-тетраплоидов.

А – *T. erebuni* Gandil. (геном DDA^uA^u),
Б – *T. boeoticotauschicum* Gandil. (геном A^bA^bDD), В – *T. palmovae* G. Ivanov (геном DDA^bA^b)



Рис. 3.4. “Вид-диссидент” *T. soveticum* Zhebrak, сохранившийся только в генбанке г. Киото.

А – КУ 234 (автор Т. Kawahara), Б – КУ 227 (автор А.Р. Жебрак).

созданная в 1960-е годы японским исследователем К. Yamashita, не столь разнообразна (табл. 3.1), и поэтому не была вовлечена в интенсивные генетические исследования.

Ситуация усугублялась еще рядом непервостепенных причин:

- 1) слабой разработкой на тот момент времени частной генетики мягкой и твердой пшениц;
- 2) неиспользованием в современном сельскохозяйственном производстве диплоидных видов пшеницы;
- 3) отсутствием в подавляющем большинстве селекционных учреждений подразделений, занимающихся генетическим изучением культур;
- 4) неудобством использования в качестве модельного объекта для исследований главного возделываемого вида пшениц *T. aestivum*, равно как и основного культивируемого тетраплоидного вида *T. durum*;

Таблица 3.1

Список мутантов *T. monosocum*, полученных К. Yamashita

Измененный признак	Обозначение линии	Источник (откуда получен)
“Дикий” тип	KU 104-1 (КТ 3-1)	Коллекция Университета г. Хоккайдо, 1927 г.
Скороспелый (early mutant)	KU 104-2 (КТ 3-5)	Получен из KU 104-1
Спиральный мутант (spiral mutant)	КТ 3-6	То же
“Увядшая роза” (гетерогенный) (old rose (hetero) mutant)	КТ 3-7	»
Хлорина (light green mutant)	КТ 3-8	»
Оранжевый проросток (orange mutant)	КТ 3-9	»
Безвосковый (<i>ej</i> , non-glossy mutant)	КТ 3-10	»
Скороспелый, спиральный мутант (early, spiral mutant)	КТ 3-11	»
Скороспелый, зеленый мутант (early, green mutant)	КТ 3-12	»
Восковой в полоску (<i>ej</i> , glossy (stripe) mutant)	КТ 3-13	»
Альбина (albino mutant)	КТ 3-14	»
Карлик (pigmy mutant)	КТ 3-15	»
Карлик с узкой листовой пластинкой (pigmy, narrow leaf mutant)	КТ 3-16	»
Пурпурно-красный колеоптиле, хлорина (purple red coleoptiles, chlorophyll b-deficient mutant)*	КТ 3-17	»
fuse mutant**	КТ 3-18	»
nh. mutant**	КТ 3-19	»
sg. mutant**	КТ 3-20	»
Хлорина (moegi mutant)	КТ 3-21	»
Короткостебельный (dwarf mutant)	КТ 3-22	»
С черной чешуей (black glume mutant)	КТ 3-23	»
Ветвистоколосый (branched spike mutant)	КТ 3-24	»
Голозерный (soft spike mutant)	КТ 3-25	»
С завернутой чешуей (wrapped glume mutant)	КТ 3-26	»
Со скрученными листьями (rolled leaf mutant)	КТ 3-27	»
Короткостебельный со скрученными листьями (rolled leaf, dwarf mutant)	КТ 3-28	»
Скороспелый (early, snith mutant)	КТ 3-29	»

* – Дополнительная информация получена из N. Watanabe [2004]; ** – нет информации.

5) интенсивной работой по частной генетике растений в наиболее сельскохозяйственно развитых странах с другими видами, например, в Швеции с ячменем и горохом; в США – с кукурузой; в Японии – с рисом; в Германии и России – с рожью.

Основные принципы создания и поддержания генетических коллекций растений рассматривались ранее неоднократно [Смирнов В.Г., Сосни-

хина С.П., 1983; Гончаров Н.П., 1993], поэтому на них останавливаться не будем. Кратко остановимся на путях сбора, создания и поддержания у видов пшениц признаковых и генетических коллекций, уделив основное внимание созданию генколлекций на тетраплоидном уровне.

3.1.1. Фен- и генколлекции гексаплоидных пшениц

К естественным гексаплоидным видам относят *T. aestivum*, *T. spelta*, *T. compactum*, *T. sphaerococcum*, *T. macha*, *T. vavilovii* [Пшеница, 1979]. Все они легко скрещиваются между собой в эксперименте, давая плодовитое потомство. На них уже созданы или создаются рабочая [Митрофанова О.П., 1994, 1997], специализированная [Мережко А.Ф. и др., 1996; Коваль С.Ф., 1997] и тематические генколлекции [Pugsley A.T., 1971; Гончаров Н.П., 1993]. Поэтому подробно на этом вопросе останавливаться не будем, а приведем только пример использования мотивной фенколлекции.

Коллекция мягкой пшеницы Сибири и возможности ее использования в филогенетических исследованиях

В настоящее время эрозия генофонда большинства сельскохозяйственно важных культур обуславливает необходимость разработки стратегии сбора и способов эффективного сохранения экспериментально созданного генетического и селекционного материала, который по тем или иным причинам не стал сортами, но был подвержен длительной селекционной работе (экотипы, клоны, образцы и прочие из 1-го контрольного питомника) либо создан экспериментально (мутанты, полиплоиды, трансгенные формы и т. д.). Кроме того, это позволит в случае изменения парадигм в аграрном секторе начинать селекцию в изменившихся условиях или по “новым” параметрам, не с нуля. В этой связи важна разработка стратегии такой работы по сохранению пула генов, постановке теоретических и прикладных задач, решение которых будет способствовать расширению биоразнообразия возделываемых видов и, как следствие, прогрессу в селекции будущего. Такие коллекции будут способствовать повышению потенциала сельскохозяйственных культур за счет сохранения форм с дополнительной изменчивостью, расширяющей генофонд селективируемых культур за счет мутантов, образцов с интрогрессией чужеродного материала, цитогенетически стабильных форм и т. д.

Проблема сохранения уникальных по многим признакам так называемых “местных сортов” до сих пор не решена, хотя впервые и была поставлена на повестку дня еще в 1890 г. на конференции по гибридизации E. von Proskowetz [1890], который видел ценность этих сортов прежде всего в относительном иммунитете их к грибным заболеваниям и насекомым и указал на опасность их исчезновения [Штуббе Х. и др., 1989]. Пока сто лет думали, как их сохранять, они практически исчезли [Удачин Р.А., Шахметов И.Ш., 1984; Зуев Е.В., 2008], и только некоторые генбанки, такие как ВИР (г. Санкт-Петербург), имеют в своих коллекциях многочисленные сборы 1930-х гг., сделанные еще до внедрения промышленных технологий в сельское хозяйство большинства аграрно развитых стран.

Изучение местных сортов очень важно для геногеографических исследований, так как позволяет не только получить представление об основных характеристиках аборигенного материала того или иного вида, но и восстановить его филогенетические связи⁵. Местные сорта имеют исключительное значение и для селекции [Фляксбергер К.А., 1929в; Жуковский П.М., 1985а]. Считается, что стародавние сорта и местные формы в результате длительного естественного и искусственного отбора лучше других приспособлены к локальным условиям произрастания, им свойственна не только оптимальная для данной местности длина вегетационного периода, но и комплекс других хозяйственно важных признаков [Жученко А.А., 1988, 2001]. Только изменение систем земледелия, которые становились все более и более энергозатратными и экологически небезопасными, вытеснило эти сорта из сельскохозяйственного производства: их заменили менее адаптивным, но более соответствующим определенным системам возделывания сортиментом. В результате этого по многим адаптивно ценным признакам, в том числе по длине вегетационного периода, устойчивости и(или) толерантности к местным расам патогенов и вредителей и т. д., местный генофонд был обеднен. Исключение составляет генофонд Горно-Бадахшанской АО Республики Таджикистан (рис. 3.5). На фото представлен сорт Бабило, собранный Н.И. Вавиловым в 1916 г., и до сих пор возделываемый на высокогорных полях (рис. 3.6).

В настоящее время различные вопросы филогении пшениц скрупулезно изучаются [Kerby K., Kuspira J., 1987; Tsunewaki K., 1989; Dvořák J., Zhang H.-B., 1990; Jaaska V., 1993]. По этой причине не только происхождение мягкой пшеницы, но и филогенетические отношения ее различных групп (экотипов) становятся темами исследований [Siedler et al., 1994; Nakamura H., 2000]. Однако взаимоотношения пшениц Азиатского континента изучены значительно хуже других регионов. Особого рассмотрения по многим причинам заслуживает мягкая пшеница Сибири. Почти 200 лет назад скандинавский ботаник Густав Шюблер выделил её в особый вид *T. sibiricum* Schuebl. Местный сорт Сибирка послужил основой для селекции яровой пшеницы Норвегии [Якубцинер М.М., 1966]. Отбором из нее получен сорт T03, положивший начало основным сортам норвежской селекции As I, As II, Fram II, AE 11, M 36, U 60, а также ряду других сортов [Рабинович С.С., 1972].

⁵ Филогеографический анализ местных сортов имеет серьезные ограничения, так как они в полной мере не представлены в генбанках, поскольку во многих регионах местные сорта не были собраны до их замены в начале XX в. коммерческими сортами. D.L. Lister et al. [2008] показали, что распределение существующих сортов зерновых в Европе является неоднородным, особенно это касается коллекций образцов из Центральной и Северной Европы. Поэтому важным в настоящее время представляется анализ гербарных экземпляров, тщательно и целенаправленно собранных флористами XIX в., благо современные методики позволяют выделять из них ДНК и анализировать ее [Lister D.L. et al., 2010].



Рис. 3.5. Местная популяция мягких пшениц в Горном Бадахшане (фото 2010 г.).



Рис. 3.6. Сорт мягкой пшеницы Бабило (Горный Бадахшан, август 2010 г.).

К.А. Фляксбергер [1915] считал, что в Сибирь мягкая пшеница пришла с трех сторон: из Китая (Маньчжурия), с границы русского Туркестана и из европейской части России. Согласно более поздней гипотезе известного советского селекционера и растениевода В.Е. Писарева [1956], пшеница в Сибирь, как и в Японию, пришла из Китая. Однако эта гипотеза экспериментально не прорабатывалась, область-донор (первичная область) Китая не определена и даже не была очерчена, пути интродукции не отслежены, не выяснено, какие адаптивные признаки для китайских

пшениц характерны, а какие признаки в процессе интродукции претерпели изменения и т. д. Уже в 1920-х годах Китай был выделен Н.И. Вавиловым [1923] как генетический центр многоколосковых и скороспелых пшениц. Позже было показано наличие в провинции Синьцзян (Китайская часть Памира) холодостойких озимых [Жуковский П.М., 1971] и хорошо скрещивающихся с рожью форм пшеницы [Писарев В.Е., 1964б; Ригин Б.В., 1986]. Следует заметить, что у староместных⁶ форм тетраплоидных видов китайских пшениц признак “хорошей скрещиваемости с рожью” выражен значительно слабее [Peng Z.-S. et al., 1998]. В последнее время в Китае обнаружены и описаны несколько эндемичных видов *T. aestivum* ssp. *petropavlovskiyi*, *T. aestivum* ssp. *tibetanum* (Shao) Yen et J.L. Yang и ssp. *yunnanense* King ex Yen et J.L. Yang (см. их таксономический статус в разд. 4.4).

Для получения новой информации о филогенетических связях восточно-азиатских форм мягкой пшеницы нами совместно с Dr. K. Kato (Okaya-ma Univ.) проведен RAPD-анализ, определено наличие–отсутствие генов гибридной карликовости (*D1...D4*) и оценена выраженность фотопериодической реакции местных пшениц Сибири и Китая. Обработка полученных результатов методами многомерной статистики позволила оценить степень филогенетического родства между этими группами пшениц. Независимо от этого получена оценка полиморфизма по ряду признаков местных сортов Сибири и возможности их вовлечения в селекцию. Последняя задача весьма актуальна при наблюдаемой во всем мире эрозии генофонда коммерческих сортов этой культуры.

Для определения филогенетического родства пшениц Сибири использовали RAPD-анализ. Генетическая дистанция между всеми парами образцов и местами их происхождения была подсчитана согласно B.L. Apostol et al. [1993]. В эксперименте определялся полиморфизм по 13 RAPD-маркерам (рис. 3.7, А–Г) у 58 и 34 местных форм мягкой пшеницы Сибири и Китая соответственно. Выделенные в результате проведения специальных экспериментов с мягкой пшеницей K. Kato et al. [1999] праймеры (12mer, Vex) (табл. 3.2) были использованы для RAPD-анализа. Данные статистической обработки результатов изучения RAPD-методом сортов Сибири представлены в табл. 3.3 и на рис. 3.8 и рис. 3.9.

Обработка полученной информации методами многомерной статистики позволяет сделать вывод о том, что пшеницы большинства регионов Сибири имеют явно выраженное родственное происхождение (см. рис. 3.8, 3.9). Различия между местными сортами Западной, Восточной Сибири и Тувы малы. Значения генетических дистанций позволяют говорить о наличии некоторого родства между сортами Северо-Востока Китая, региона р. Желтая и Северо-Востока Японии с рядом образцов Сибири (к-30952, к-30992, к-31069, к-31086 из Тувы и к-30136 из Иркутска). В то же время

⁶ Местных диких видов тетраплоидных пшениц в Китае нет, все возделываемые тетраплоиды интродуцированы из других регионов.

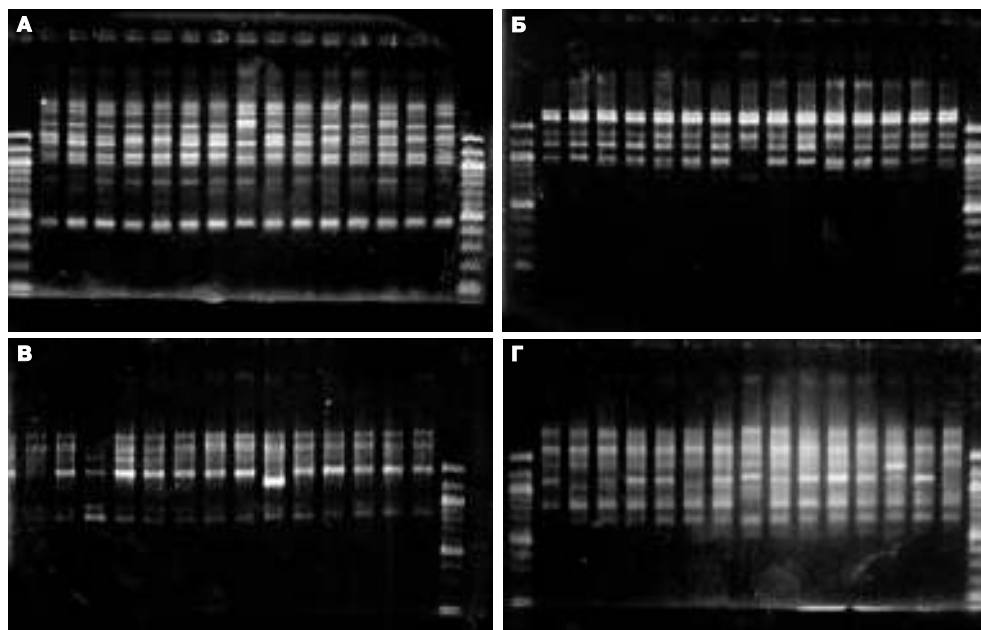


Рис. 3.7. Окраска этидиум бромидом продуктов амплификации totalной ДНК 15 образцов пшеницы с использованием праймеров A53 (А), A04 (Б), C02 (В), B88 (Г), разделенных в 1,4 % агарозном геле.

Таблица 3.2

**Нуклеотидная последовательность, молекулярный вес
и хромосомная локализация 13 праймеров**

Праймер		RAPD-маркер	
Номер	Сиквенс (5' → 3')	Молекулярный вес, п.н.	Хромосомная локализация
A04	GCCCCGTTAGCA	900	—
A13	CTCAGCGATACG	740	—
A47	GGTTTCCCAGGA	1890	7A
A53	GACGCCCATTTAT	1120	—
		790	—
A69	AAGCCTATACCA		—
B04	CGCTTCGTAGCA	1690	—
		1420	—
B07	GGCAGATATCAT	870	5B
B29	GATGGTCCGTTT	1150	—
B30	GCCGCTTCAGCT	550	—
B59	AGGCACCCTTCG	550	—
B79	ACTGAGGGGGGA	2030	—
B88	ACCTGCGCTGGA	1170	—
C02	GTGAACGAAGAC	1310	7B

Таблица 3.3

Генетические дистанции между сортами регионов Азии

Регион	Синь- цзян	Ганьсу	Китай (СВ)	Тибет	Сычу- ань	р. Желтая	р. Янцзы	Корея	Япония (ЮЗ)	Япония (СВ)	Тува	Вост. Сибирь	Зап. Сибирь
Синьцзян	0	0,145	0,171	0,27	0,375	0,271	0,403	0,386	0,239	0,237	0,211	0,213	0,239
Ганьсу	0,145	0	0,077	0,239	0,348	0,257	0,416	0,359	0,218	0,25	0,294	0,292	0,333
Китай (СВ)	0,171	0,077	0	0,077	0,192	0,11	0,272	0,252	0,178	0,089	0,155	0,178	0,19
Тибет	0,27	0,239	0,077	0	0,241	0,066	0,159	0,27	0,252	0,08	0,17	0,17	0,214
Сычуань	0,375	0,348	0,192	0,241	0	0,104	0,15	0,091	0,045	0,056	0,231	0,244	0,282
р. Желтая	0,271	0,257	0,11	0,066	0,104	0	0,066	0,093	0,123	0,03	0,143	0,146	0,199
р. Янцзы	0,403	0,416	0,272	0,159	0,15	0,066	0	0,115	0,168	0,115	0,319	0,275	0,388
Корея	0,386	0,359	0,252	0,27	0,091	0,093	0,115	0	0,091	0,132	0,287	0,261	0,335
Япония (ЮЗ)	0,239	0,218	0,178	0,252	0,045	0,123	0,168	0,091	0	0,078	0,236	0,212	0,281
Япония (СВ)	0,237	0,25	0,089	0,08	0,056	0,03	0,115	0,132	0,078	0	0,095	0,102	0,135
Тува	0,211	0,294	0,155	0,17	0,231	0,143	0,319	0,287	0,236	0,095	0	0,014	0,006
Вост. Сибирь	0,213	0,292	0,178	0,17	0,244	0,146	0,275	0,261	0,212	0,102	0,014	0	0,014
Зап. Сибирь	0,239	0,333	0,19	0,214	0,282	0,199	0,388	0,335	0,281	0,135	0,006	0,014	0

ЮЗ – юго-запад, СВ – северо-восток.

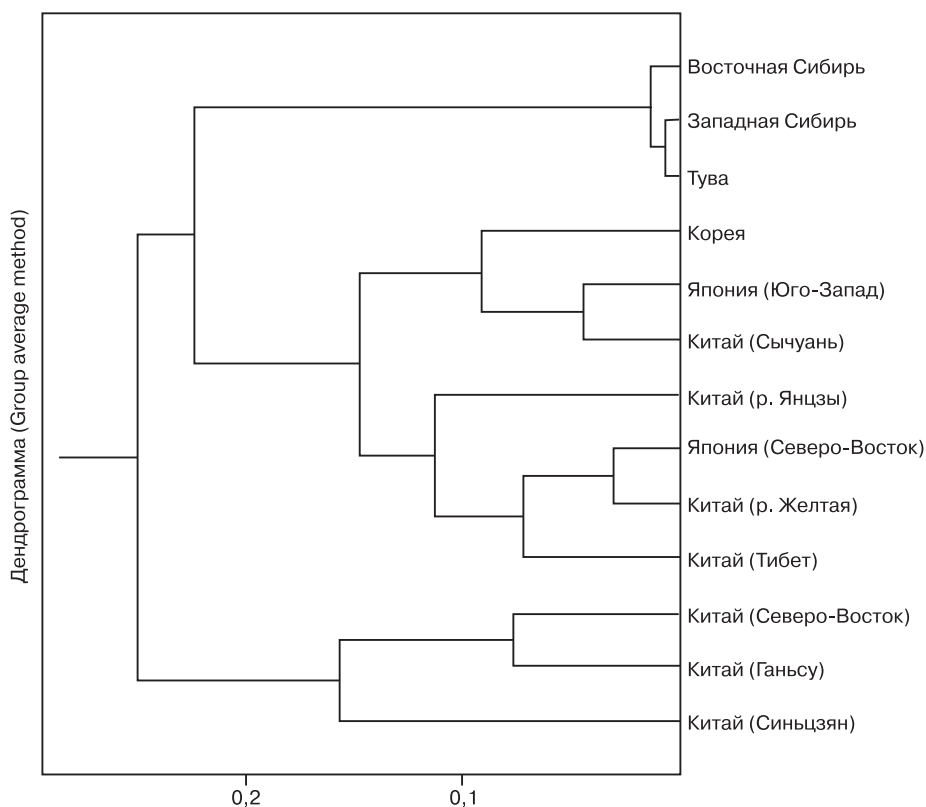


Рис. 3.8. Групповая дендрограмма, основанная на генетических дистанциях между сортами определенных регионов (согласно К. Kato et al. [1999]).

большинство местных сортов Сибири имеет слабую связь с провинцией Синьцзян (Китай), которая граничит со среднеазиатскими республиками бывшего СССР. В этом случае слабая связь может быть результатом общности происхождения мягкой пшеницы [Жуковский П.М., 1971].

Чувствительность к фотопериоду местных сортов Сибири показана на рис. 3.10.

Из 137 изученных образцов только у одного – Сибирская (к-23347) – реакция на длину дня сопоставима с таковой пшениц Китая. Это также косвенно указывает на то, что мягкая пшеница пришла в Сибирь не из Китая.

Результаты проведенных экспериментов свидетельствуют о том, что сортимент пшеницы большинства регионов Сибири имеют явно выраженное европейское происхождение. Эта гипотеза согласуется с историческими материалами [История..., 1967]. Ранее было показано, что европейская спельта отличается от пшениц Тибета [Sun Q. et al., 1998]. Современные сорта пшениц Китая также отличаются от таковых Японии [Nakamura H., 2000].

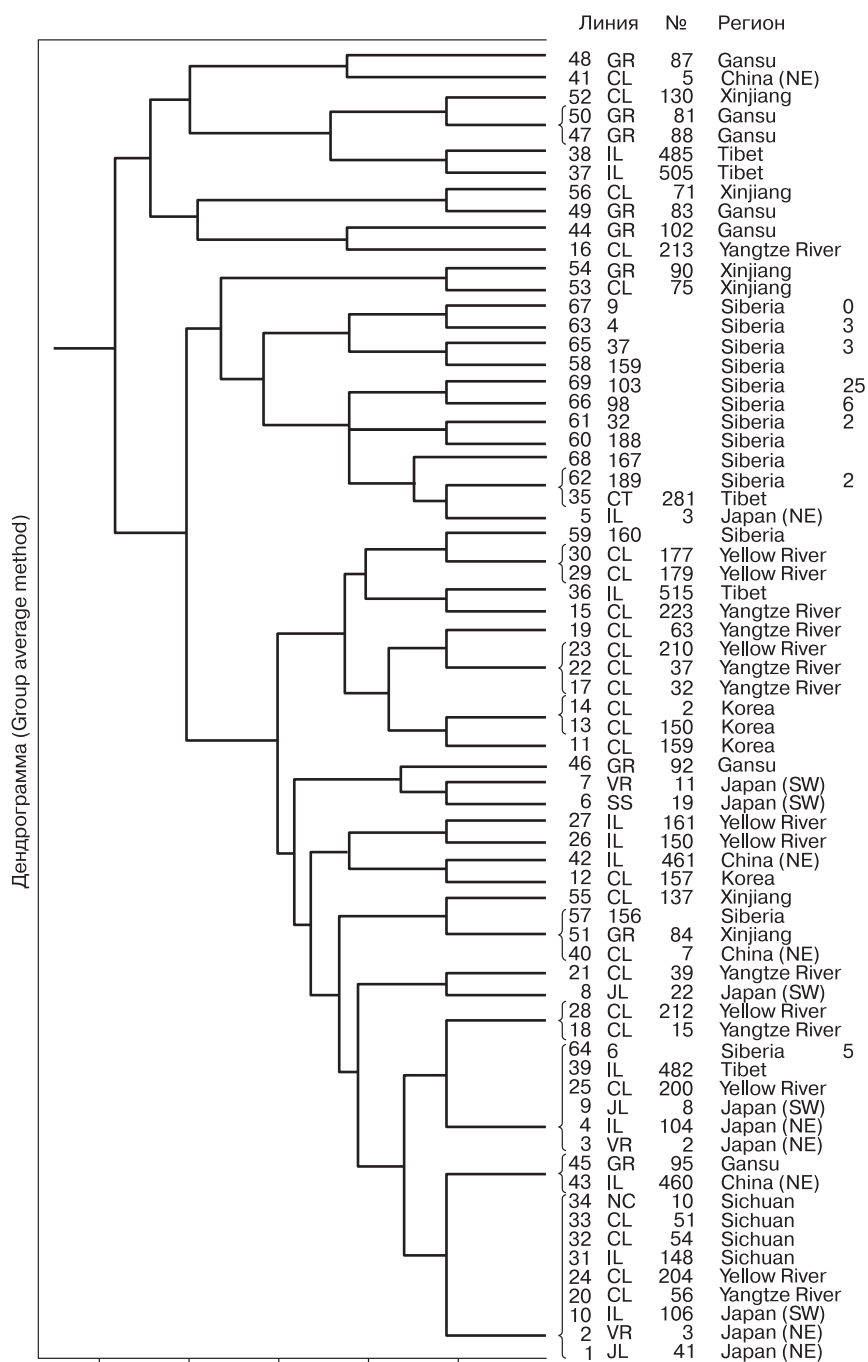


Рис. 3.9. Дендрограмма, основанная на генетических дистанциях между изученными сортами.

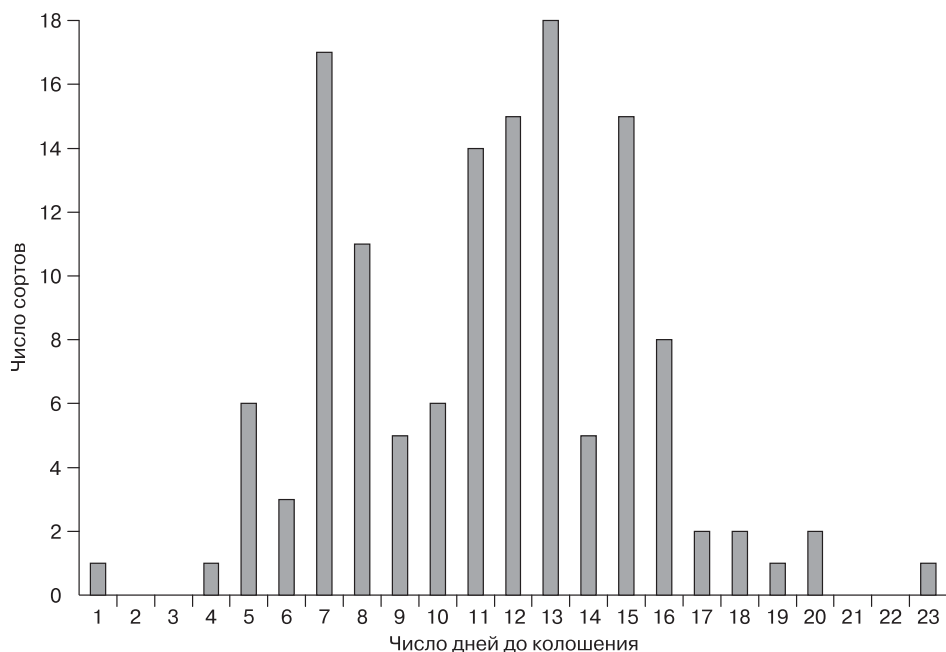


Рис. 3.10. Реакция на естественный короткий день местных сортов Сибири (осенний посев, г. Окаяма) (из: [Моисеева Е.А., Гончаров Н.П., 2007]).

Дата колошения Chinese Spring принята за ноль (точку отсчета).

3.1.2. Фен- и генколлекции тетраплоидных видов

Для проведения генетических работ с родом *Triticum*, с нашей точки зрения, наиболее удобным является создание генколлекции на тетраплоидном уровне. Не обладая значительным фенотипическим разнообразием, твердая пшеница из-за тетраплоидности своего генома ($2n = 28$) и низкого полиморфизма так же, как и мягкая пшеница, не является удобным объектом для генетических исследований. Однако вследствие расширения посевных площадей твердой пшеницы и наличия у диких и выведенных из сельскохозяйственного производства других видов тетраплоидных пшениц генов устойчивости к болезням и вредителям [Будашкина Е.Б., 1975; Скурыгина Н.А., 1992; Леонова И.Н. и др., 2008] вырос интерес к исследованию генетики *T. durum* [Cantrell R.G., 1987; Kosuge K. et al., 2008; Watanabe N., 2008].

Одно из основных требований, предъявляемых к генетическим коллекциям, – удобство объекта, на котором они создаются. Главная особенность при создании генколлекций на тетраплоидном уровне – возможность проведения интрогрессии генов, контролирующей интересующие исследователей признаки, из ди- и гексаплоидных видов пшениц. Проведение скрещивания и получение потомств как с гекса-, так и с диплоидными видами позволяет при необходимости иметь признаковые и генетические

коллекции одновременно на всех трех уровнях пloidности пшениц. Используемый вид тетраплоидных пшениц должен характеризоваться следующими признаками.

Однолетность. Практически все тетраплоидные виды пшениц представлены в основном яровыми формами [Goncharov N.P., 1998]. Лишь вид *T. araraticum*, вероятно, представлен только озимыми формами (см. табл. 2.3).

Короткий вегетационный период. Низкая адаптивность основного возделываемого тетраплоидного вида – твердой пшеницы [Жуковский П.М., 1971] – осложняет его успешное культивирование во многих зонах и затрудняет проведение экспериментальных работ в полевых условиях. Однако внутри этого вида уже отобраны яровые формы, на базе которых можно проводить такие работы [Watanabe N., 1994]. Целесообразно использовать для этой цели и полбу *T. dicoccum* – наиболее адаптивный из тетраплоидных видов [Пшеницы..., 1987; Goncharov N.P., 1999].

Скрещиваемость. ВА-геномные виды, кроме части форм *T. dicoccoides*, легко скрещиваются между собой, давая фертильные гибриды [Пшеницы..., 1987]. Не представляет особой сложности и получение гибридов между тетра- и гекса-, тетра- и диплоидными видами пшениц. Однако в последнем случае часто требуется проведение возвратных скрещиваний [Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., 2000].

Цитогенетическая изученность. Для пшениц, генетика которых в последние годы развивалась исключительно с использованием методов анеуплоидного генетического анализа, большое значение имеет наличие наборов линий-абберантов. Уже в ранних работах было показано, что моно- и нуллисомные растения у тетраплоидных видов пшениц практически не жизнеспособны [Tsunewaki K., 1964b] либо обладают ограниченной жизнеспособностью и фертильностью [Mochizuki A., 1968], поэтому были созданы наборы линий трисомиков [Simeoni R. et al., 1983], двойных дителосомиков [Nishikawa K., p.c.] и линий с замещением хромосом геномов А и В таковыми генома D [Jorpa L.R., Williams N.D., 1988], с использованием которых и был проведен ряд исследований.

Генетическая изученность. Исследования по генетике тетраплоидных пшениц фрагментарны. Наиболее интенсивно изучался вид *T. durum* [Cantrell R.G., 1987]. В последнее время внимание исследователей привлекает *T. dicoccoides* [Levy A.A., Feldman M., 1989; Özkan H. et al., 2011]. Создание изогенных линий [Watanabe N., 1994; Goncharov N.P., 1999] на тетраплоидных видах пшениц позволит в будущем интенсифицировать изучение их частной генетики.

Тетраплоидные пшеницы. Аллотетраплоидные пшеницы представлены следующими видами:

- с геномом BBA^uA^u – *T. aethiopicum*, *T. carthlicum*, *T. durum*, *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. ispahanicum*, *T. jakubzineri*, *T. karamyshevii*, *T. polonicum*, *T. turanicum*, *T. turgidum*;
- с геномом GGA^uA^u – *T. araraticum* и *T. timopheevii*.

Таким образом, круг для поиска естественного разнообразия определяется 11 тетраплоидными видами. Причем все они, кроме *T. dicoccoides*, легко скрещиваются между собой и дают плодовитое потомство.

Из вышеперечисленных видов в настоящее время широко возделывается только твердая пшеница. Она характеризуется низкой пластичностью. П.М. Жуковский [1971] у этого вида выделял восемь экологических групп, в то время как у мягкой – 20. В то же время из этих восьми групп четыре приходится на Закавказье. Вид *T. durum* в основном представлен яровыми формами [Nakai Y., Tsunewaki K., 1967; Goncharov N.P., 1998]. Его посевы в бывшем СССР занимали в отдельные годы более 10 % от общей площади под пшеницей [Пшеницы..., 1987]. Такое соотношение площадей сохранилось в РФ и в настоящее время. Площади под другими видами, а именно *T. polonicum* и *T. turgidum*, во всем мире незначительны. Работы по генетике тетраплоидных пшениц фрагментарны [Rules..., 1954; Levy A.A., Feldman M., 1989; Watanabe N., 1993, 1994; Watanabe N. et al., 1996, 2002; Klindworth D.L. et al., 1997; Blanco A. et al., 1998; Kosuge K. et al., 2008; Haque M.A., 2011a, b], и мы не можем их представить в сколько-нибудь общем виде. Отсутствие где бы то ни было генетических коллекций не только мягкой [Гончаров Н.П., 1993], но и твердой пшениц [Гончаров Н.П., 1999] постоянно вызывает необходимость проведения ре-локализаций тех или иных генов, контролирующих ранее описанные признаки.

Тетраформы мягкой пшеницы как возможные компоненты генетической коллекции. Поскольку генетика мягкой пшеницы изучена значительно лучше, чем твердой, удобным для создания генколлекций на тетраплоидном уровне является использование производных без генома D мягкой пшеницы. Первым этапом создания таких тетраплоидных форм является выделение тетракомпонента из гексаплоидных пшениц. Это выделение связано со значительными затратами труда и времени и не всегда завершается успешно [Siddiqui K., 1969]. Более того, тетракомпонент не является фертильным и часто по этой причине в течение немногих генераций самоопыления теряется. На сегодняшний день ни тетраСаратовская 29, ни тетраАврора не сохранились в живом виде. Причем тетракомпонент из сорта *Kaliansona* даже не удалось выделить из-за низкой частоты пентаплоидов в потомстве 35-хромосомных растений и полной стерильности анеуплоидных растений с числом хромосом, меньшим 35, полученных от самоопыления пентаплоидных гибридов [Терновская Т.К., 1979]. Известны попытки выделить тетракомпоненты и из других сортов мягкой пшеницы, например с геномом AADD [Siddiqui K., 1970].

Все тетраформы создавались для “упрощения” генома мягкой пшеницы [Kerber E.R., 1964; Kaltsikes P.J. et al., 1968] и изучения влияния элементарных геномов на проявление тех или иных признаков [Gilbert et al., 2000; Пухальский В.А. и др., 2005]. Влияние генома D проявлялось в основном в выраженности хозяйственно важных признаков, как то: запасные белки эндосперма [Galili G., Feldman M., 1984a; Latypov A.Z., Krug-

lenja V.P., 1995], мукомольные и хлебопекарные качества [Kerber E.R., Tipples K.H., 1969], выполненность соломины [Latypov A.Z., Kruglenja V.P., 1995] и ряд других [Watanabe N., 1983]. Позже такие тетраформы широко использовались для ресинтеза гексаплоидных пшениц. К имеющимся у тетраформ геномам А и В добавлялся геном D [Kerber E.R., 1964] (в том числе от разных сортов мягкой пшеницы [Жиров Е.Г., Терновская Т.К., 1987]), и геномы разных видов рода *Aegilops*, а именно: S от *Ae. speltoides*, S¹ от *Ae. sharonensis*, U от *Ae. umbellulata* Zhuk. и Un от *Ae. uniaristata* Vis. [Жиров Е.Г., Терновская Т.К., 1984]. В первом случае это позволяло сравнить геном D мягких пшениц с таковым *Ae. squarrosa* и локализовать ряд генов, контролирующих качественные признаки: *Rc3* (антоциановый колеоптиль); *Rg2* (коричневый цвет колоса); *Tg* (твердую колосковую чешую); *W2¹* (отсутствие воскового налета на вегетативных органах); *Hg2*, *Hsh2*, *Pa2* (опушенность колосковых чешуй, влагалища листа и ушек соответственно) и ряд других [Терновская Т.К., Жиров Е.Г., 1993а,б; Yang W.-Y., et al., 1999; McIntosh R.A. et al., 2008], а также изучить наследование ряда количественных признаков [Терновская Т.К., 1994а,б; Ghaemi M., Sarrafi A., 1994]. Во втором случае это позволило изучить наследование признаков, детерминируемых генами вышеупомянутых геномов видов *Aegilops* [Жиров Е.Г., Терновская Т.К., 1989; Цаценко Л.В., 1994; Давоян Р.О., Жиров Е.Г., 1995; Прокопик Д.О. и др., 2009].

Завершенное выделение растений с геномом ВВАА из сорта мягкой пшеницы Chinese Spring также дает хороший инструмент для исследований [Yang Y.F. et al., 1999]. Это связано в первую очередь с хорошей генетической и цитогенетической изученностью этого сорта.

Изучение наследования типа развития и ряда морфологических признаков у тетраплоидных форм tetraPrelude и tetraThatcher и их исходных сортов Thatcher, Prelude и Stewart 63 позволило заложить основу для создания генколлекции на тетраплоидном уровне пшениц [Гончаров Н.П., 1997] и в дальнейшем провести сравнительно-генетические исследования в роде *Triticum*.

Существует возможность использования тетраформ и в генанализе в скрещиваниях с сортами мягкой пшеницы. Гибриды F₁ между тетраформами tetraThatcher и tetraPrelude и изогенными линиями сорта мягкой пшеницы Triple Dirk были высокофертильны и завязывали достаточное число зерен, которые были практически все жизнеспособны [Гончаров Н.П., 1997]. Это позволяет проводить генетический анализ в расщепляющихся популяциях F₂ пентаплоидных гибридов. В одной из первых работ, посвященных частной генетике пшениц, R.H. Biffen [1905] показал возможность изучения наследования признаков в F₂ таких пентаплоидных гибридов от скрещивания мягкой пшеницы с образцами ряда тетраплоидных видов. Позже в ряде работ авторы показали, что в потомствах таких комбинаций скрещиваний расщепления идут как по “вихуровскому типу” (беспорядочное расщепление) [Вавилов Н.И., Якушкина О.В., 1987], так и “вполне нормально” [Сапегин А.А., 1938], если только ген не расположен в экстрахромосомах мягкой пшеницы, т. е. геноме D.

Таким образом, tetraThatcher можно использовать при изучении генетики тетраплоидных пшениц как форму, несущую гены *Vrn1*, *B1* и *sc1*, контролирующие соответственно яровой тип развития, безостость и полукompактоидность; tetraPrelude – *Hg*, *Vrn1* и *Vrn2*, контролирующие, соответственно, опушение колосковой чешуи, яровой тип развития [Гончаров Н.П., 1997]. Изученная нами тетраформа сорта Chinese Spring была озимой и не отличалась от исходного сорта по чувствительности к фотопериоду (см. разд. 1.6). Считаем ее наиболее перспективной из всех созданных к настоящему времени тетраформ для создания изогенных линий на тетраплоидном уровне пшениц. Четвертая имеющаяся в нашем распоряжении форма tetraResque оказалась наименее жизнеспособной, практически стерильной и поэтому в работе не использовалась.

Гибридная карликовость. У tetraPrelude нами выявлен ген гибридной карликовости, дающий в компаунде с таковым Triple Dirk B фенотип травянистой карликовости. В F_2 гибридов этой тетраформы с Triple Dirk B получено 100 нормальных растений к 7 карликовым I типа (χ^2 для 15:1 равен 0,02 и значим с $P < 0,05$). Если гибридная карликовость у части растений F_2 гибридов была выражена в сильной степени, то наиболее вероятно, что данная тетраплоидная форма несет ген *D1*, который она получила от Prelude, так как для линии Triple Dirk B описано наличие гена *D2* [Гончаров Н.П., 2002]. Это возможно в случае транслокации между коротким плечом хромосомы 2D сорта Prelude и одной из хромосом А или В генома, так как ген *D1* локализован в геноме D мягкой пшеницы [McIntosh R.A. et al., 1998]. Ранее при изучении качества зерна высказывалось предположение о включении сегмента хромосомы 1D мягкой пшеницы в геном твердой, а именно: транслокация имела место между хромосомами 1В и 1D [Jorpa L. et al., 1983]. Это может служить косвенным доказательством возможности переноса генетического материала между хромосомами генома D в геномы А или В при гибридизации без использования *Ph*-мутантов. Для ответа на вопрос, имела место ли в этом случае транслокация между гомеологичными хромосомами или какими-то иными хромосомами, требуются дополнительные специальные эксперименты.

Известно также, что tetraPrelude в отличие от исходного сорта не несет ген гибридного некроза *Ne1^m* [Zeven A.C., 1976], а tetraThatcher отличается от сорта Thatcher по антигену АГ-IV, локализованному в хромосоме 3В и выявленному у сорта твердой пшеницы Stewart 63, использованному в качестве второго родителя для получения этой тетраплоидной формы [Хакимова А.Г., 1988]. Так как при получении тетраплоидных форм число беккроссов было незначительным [Kaltsikes P.J. et al., 1968], встает вопрос, насколько и по каким генам они отличаются от исходных сортов, причем расположенных не только в отсутствующем у них геноме D, но и в геномах А и В.

Исходя из вышеизложенного, можно добавить к обнаруженному отличию tetraThatcher от исходного сорта Thatcher по антигену АГ-IV и выявленное в данной работе отличие по форме колоса (см. разд. 1.2). Наследование безостости и типа развития у tetraPrelude и tetraThatcher, подробно

рассмотренное в разделах 1.2 и 2.4.5, не показало отличий тетраформ от исходных гексаплоидных сортов. У формы *tetraPrelude* не обнаружено новых генов, кроме ранее описанной потери доминантного гена *Ne1^m*.

Создание фен- и генколлекции на тетраплоидном уровне. Собранные нами фенколлекция тетраплоидных форм, характеризуется следующими признаками:

1. *Признаки тетраплоидных пшениц, определяющие видовую принадлежность:*

а) **полоникумность**, колосковая и цветковая чешуи очень длинны у *T. polonicum* (в среднем около 30 мм), в то время как у твердой пшеницы – чуть более 10 мм. Это едва ли не единственный тщательно изученный признак тетраплоидных пшениц [Лепин Т.К., 1929; Watanabe N., 1998; Watanabe N. et al; 1996, 1998; и др.], так как он коррелирует с очень важным хозяйственным признаком – длиной зерновок.

б) **фиолетовое зерно** – у части разновидностей *T. aethiopicum* [Вавилов Н.И., 19316];

в) **“персикоидность”** – наличие остей одновременно на колосковой и цветковой чешуях *T. carthlicum* [Ганделян П.А., 1972а, 1978; Naque M.A. et al., 2011a];

г) **ветвистоколосость** – у части разновидностей *T. turgidum*. E. von Tschermak [1910] пишет, что признак рецессивен по отношению к норме и контролируется одним геном.

Все вышеперечисленные признаки являются определяющими видовую принадлежность тетраплоидных пшениц и, за исключением фиолетового зерна, не интрогрессируют в мягкую пшеницу, т. е. за их счет нельзя расширить ее фенотипическое разнообразие. С ними можно работать только на тетраплоидном уровне. Возможность их интрогрессии в геном диплоидных пшениц изучается. Сложность состоит в том, что основной диплоидный вид *T. monosocum* имеет геном A^b , в то время как донор генома A^u полиплоидных пшениц – *T. urartu* состоит в основном из озимых форм [Пшеница, 1979], и только в последнее время нами описано несколько яровых форм, составляющих всего 2 % от числа изученных [Goncharov N.P., 1998].

К “непередающимся” признакам добавим “шоколадный цвет колосковой чешуи”, обнаруженный у *T. durum* [Konzak C.F., Jorpa L.R., 1988], который у дополненных линий этого вида с хромосомой 7D мягкой пшеницы супрессируется, а также выполненность соломины, контролируемую основным геном, локализованным в хромосоме 3B [Xu S.S. et al., 2010].

Заметим, что все тетраплоидные виды (за исключением *T. carthlicum* и *T. aethiopicum*) несут киль на колосковой чешуе [Watkins A.E., 1930]. Этот признак хорошо отличает их от мягкой пшеницы (рис. 3.11).

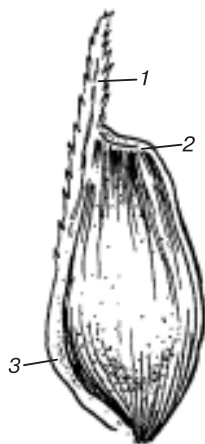


Рис. 3.11. Колосковая чешуя пшеницы:

1 – килевой зубец; 2 – плечо; 3 – киль.

Рис. 3.12. Опушенная колосоножка у замещенной линии Саратовская 29 5R (5A) (из: [Ефремова Т.Т., 1992]).



Значительная часть ареалов некоторых тетраплоидных видов не была обследована советскими тритикологами, и по этой причине их биоразнообразие представлено в фенотипических коллекциях слабо. Например, формы с доминантными признаками дикой полбы *T. araraticum* (черный цвет колоса, опушенность колосковой чешуи, безвосковость) сосредоточены в районе Северного Ирака и прилегающих к нему районах Турции и Ирана, в то время как в бывшем Советском Закавказье образцы этой дикой полбы несут их в рецессивном состоянии.

2. Признаки, выделенные при интрогрессивной гибридизации⁷:

а) семикомпактоидный колос [Гончаров Н.П., 1997];

б) ядрышковый организатор (линия Friebe 256/8/5, полученная от скрещивания *T. durum* с *S. cereale*, выполненного Dr. N. Ponga);

в) опушенная колосоножка (ген *Hr* интрогрессированный из ржи) (рис. 3.12).

3. Признаки, имеющие у тетраплоидов более простой контроль, чем у гексаплоидов:

а) большинство биохимических признаков [Hart G.E., 1979b].

В то же время спектр запасных белков не только тетраплоидных видов пшениц, но даже диплоидных имеет не меньшее число компонентов, чем гексаплоидные пшеницы [Идентификация..., 1991].

4. Признаки, имеющиеся на всех уровнях плоидности пшениц и контролируемые идентичными в своем проявлении генами:

а) яровость – озимость (ген *Vrn*);

б) опушение колосковой чешуи (виды с геномом А – 1AS) (ген *Hg*);

в) соответственно черный и коричневый цвет колоса (гены *Bg*, *Rg*);

г) безостость (гены *B1*, *B2* и новый ген *awl*);

д) ингибитор воска (ген *W1^I*);

е) безлигульность (ген *lg*);

ж) опушение узлов стебля (ген *Hn*);

з) опушение листовой пластинки (ген *Hl*);

и) опушение влагалища листа (ген *Hs*);

⁷ Термин “интрогрессивная гибридизация” предложен Е. Anderson [1949], понимавшим под ним постепенную “инфильтрацию” зародышевой плазмы одного вида в таковую же другого в результате гибридизации.

- к) наличие ресничек (ген *Pa*);
 л) красное зерно; у *T. monosocum* только белое зерно (ген *R*);
 м) красный колеоптиль (ген *Rc*);
 н) Virescent, chlorine – виресцент, хлорины (гены *V*, *Cn* соответственно);
 о) твердая чешуя, признак интрогрессированный из *Ae. speltooides* (ген *Tg2*);
 п) персикоидность (ген *ta*).

Изученность некоторых признаков у тетраплоидных видов пшениц демонстрируют данные, представленные в табл. 3.4.

Таблица 3.4

**Изученность генетического контроля
морфологических признаков у тетраплоидных видов пшениц
(по: [Goncharov N.P., 2001], с дополнениями)**

Признак	Символ гена	Число генов у тетраплоидных пшениц (хромосомная локализация)	Образцы с генами	
			доминантными	рецессивными
Тип развития	<i>Vrn</i>	2 (5A, 5B)	BS1E, BS2E	BWE
Опушенные колосковые чешуи	<i>Hg</i>	1 (1AS)	BS1E	Ангара
Черная чешуя	<i>Bg</i>	1 (1AS)	BS1E	Белотурка
Красное зерно	<i>R</i>	2 (3AL, 3BL)	tetraCS	к-43766
Безостость	<i>B</i>	2 (5A, 6B)	Шарик, tetraCS	BWE
Гибридный некроз	<i>Ne1, Ne2</i>	2 (5BL, 2BS)	Gaza, к-35116	BWE
Гибридная карликовость	<i>D2</i>	2 (2BL)	Loro	BWE
Безвосковость	<i>W1^I</i>	1 (2BS)	Gaza, Nursit	Ангара
То же	<i>w</i>	1 (2BS)	–	BS1Ew
Опушенная колосоножка	<i>Hp</i>	1 (5A)	BS1EHp	Ангара
Опушение узла	<i>Hn</i>	1 (5A)	tetraCS	tetraThatcher
Опушение листа	<i>Hl</i>	2 (4A, 5A)	к-47759	tetraCS
Опушенное влагалище листа	<i>Hs</i>	1	к-20403 <i>T. dicoccoides</i>	Белотурка
Красные ушки	<i>Ra</i>	1		
Опушенные ушки	<i>Pa</i>	1 (4BS)		
Безлигульность	<i>lg</i>	2 (2A, 2B)	Mavroullos	Vroullos
Красный колеоптиль	<i>Rc</i>	2 (7A, 7B)	к-29145	к-18999
Семикомпактоидный колос	<i>sc</i>	2	BWE?	tetraThatcher, Шарик
Шоколадный цвет колосковой чешуи	<i>cc</i>	1 (7B)	Мутант сорта Langdon	Белотурка
Фиолетовое зерно	<i>P₁P₂</i>	?	GAW 414	BWE
Ветвистоколосость	<i>bh</i>	2AS	Линия branch	BS1E
Персикоидность	<i>ta</i>	1 (5AL)	<i>T. carthlicum</i>	BS1E

Примечание. BWE – Black Winter Emmer; BS1E и BS2E – Black Spring *Vrn1* Emmer и Black Spring *Vrn2* Emmer соответственно; CS – Chinese Spring; “?” – хромосомная локализация не определена.

Наличие генетических коллекций тетраплоидных видов пшениц позволит:

- проводить целенаправленный перенос генов с одного уровня пloidности на другой;
- изучать влияние уровней пloidности на выраженность признаков;
- изучать влияние различных видов цитоплазм на выраженность признаков;
- проводить генетическое картирование генов, контролирующих признаки, которые до настоящего времени не удавалось “перенести” на другие уровни пloidности;
- упростить модель для изучения наследования признаков, контролируемых полимерно;
- изучать наследование и у диких (*T. dicoccoides*), и у доместичированных пшениц.

3.1.3. Фен- и генколлекции диплоидных видов

Число работ по генетике *T. urartu* незначительно, в то время как генетика *T. monosocum* L. интенсивно изучалась в 1930–1950-е годы [Smith L., 1936, 1939, 1947; Smith L. et al., 1948; Moseman A.H., Smith L., 1954]. Ряд работ был выполнен в последнее время [Лебедева Т.В., Ригин Б.В., 1994; Гончаров Н.П. и др., 2007б; Kuspura J. et al., 1989; Dubcovsky J. et al., 1998; и др.] (рис. 3.13). Полученные L. Smith с соавторами результаты приведены в табл. 3.5 и на рис. 3.2 (см. с. 227).

Список мутантов *T. monosocum*, полученных японским исследователем К. Yamashita (см. табл. 3.1), беднее, чем таковой L. Smith (см. табл. 3.5). Более того, за исключением двух из них, они не изучались генетически, в то время как мутанты L. Smith изучены генетически [Smith L., 1936, 1939, 1947; Smith L. et al., 1948; Moseman A.H., Smith L., 1954].

Добавим к этому результаты Н. Kihara [1944] (цит. по: [Rules..., 1954]), показавшего, что гены, контролирующие опушение колоса, узлов стебля, листьев и листового влагалища *T. monosocum*, относятся к одной группе сцепления.

Создание не только генетических, но и фенетических коллекций у диплоидных пшениц сопряжено с определенными трудностями, а именно с низкими частотами мутантных генов и(или) их аллелей. В качестве примера приведем частоты встречаемости доминантных генов *Vrn* (признак “яровость–озимость”) и аллелей *Gpi-1* у диких *T. boeoticum* и *T. urartu* и возделываемой *T. monosocum* однозернянок (табл. 3.6).

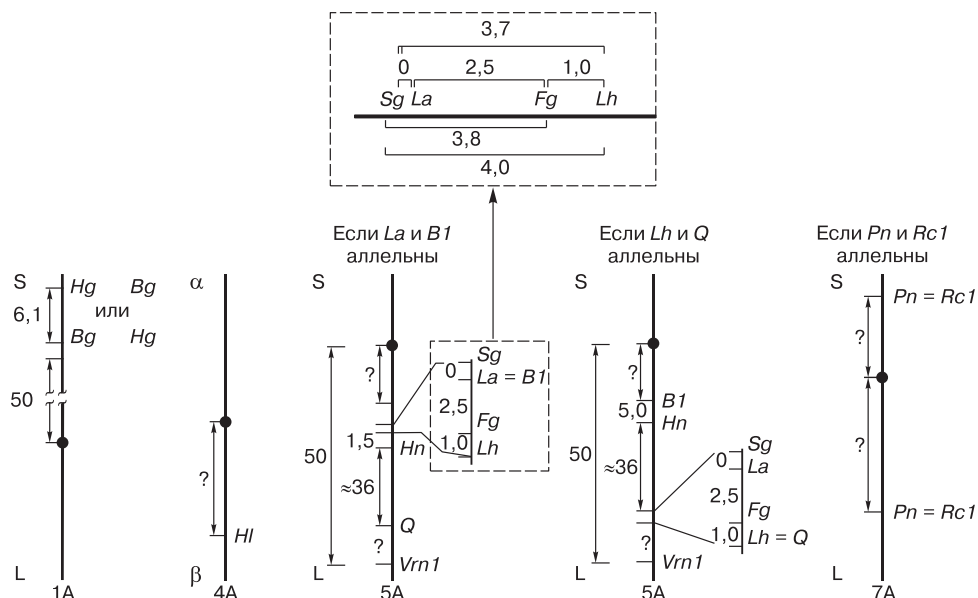
Вероятно, часть признаков, особенно обладающих хозяйственно важным значением, имеется только у возделываемых диплоидных видов. Наиболее характерный тому пример – цвет зерна эгилопсов. Он изменяется у них от светло-коричневого до фиолетового, причем белозерные формы до настоящего времени никем не обнаружены [Семенова Л.В., 1993]. У всех образцов *T. monosocum* также выявлено только красное зерно

Таблица 3.5

Группы сцепления *T. monosocum* (по: [Smith L. et al., 1948])

Ген	Группа сцепления/Признак
ГРУППА А	
<i>an2</i> – Antherless-2	Отсутствие пыльников. Развитие пыльников прекращается после мейоза. Яйцеклетки фертильны. Классификация и жизнеспособность хорошие
<i>ar</i> – Argentia (<i>ar-a</i>)	Проростки имеют продольные белые полосы, варьирующие по ширине. Некоторые проростки белые. Более старые растения нормально зеленые с полосатостью часто, заметной на чешуях и шейке появившегося колоса. Классификация при низких температурах хорошая. Жизнеспособность удовлетворительная
<i>c</i> – Compact (<i>c-1</i>)	Ось колоска укороченная. Колосья приблизительно на одну треть короче нормального (с таким же числом колосков) колоса. Зрелые растения до некоторой степени низкорослые с тонкими, хрупкими стеблями. Классификация и жизнеспособность хорошие
<i>cp</i> – Clumped pollen	Скатывание (группировка) пыльцы. Признак мужской стерильности. Пыльцевые зерна лишены крахмала и держатся вместе. Мейоз нормальный. Яйцеклетка фертильная. Классификация и жизнеспособность хорошие
<i>gl2</i> – Glossy 2	Листья молодых проростков темно-зеленые с глянцевой поверхностью, на которой вода, когда попадает, остается в капельках. Классификация и жизнеспособность хорошие
<i>gv</i> – Green veins	Зеленые жилки. Средние жилки и прожилки заметно более темные, чем межсосудистое пространство. Классификация хорошая. Нежизнеспособен в поле, в теплице жизнеспособность плохая
<i>j</i> – Japonica	Проростки и зрелые растения имеют листья с узкими или широкими полосами желто-зеленого цвета. Классификация хорошая. Жизнеспособность удовлетворительно хорошая
ГРУППА В	
<i>fs</i> – Finestripe (<i>fs-a</i>)	Тонкие белые продольные полосы на проростках и зрелых растениях при низких температурах. Классификация хорошая при пониженных температурах перед созреванием. При высокой температуре полосы уменьшены или отсутствуют. Жизнеспособность хорошая
<i>gl</i> – Glossy (<i>gl-1</i>)	Сходны с <i>gl2</i> в группе А
<i>wi</i> – Wiry	Выносливый, жилистый. Листья растений через несколько недель после всходов и более старые – узкие и жесткие. Растения с генотипом <i>wi/wi</i> редко выколашиваются в поле, удовлетворительно фертильны в теплице. Классификация и жизнеспособность хорошие
ГРУППА С	
<i>e2</i> – Early-2	Период роста укорочен примерно на две недели в поле и значительно больше в теплице. Классификация и жизнеспособность хорошие
<i>yg</i> – Yellow green	Растения желтовато-зеленые от ранней проростковой стадии до созревания. Классификация и жизнеспособность хорошие
<i>yx2</i> – Yellowex-2	Виресцент желто-зеленые со слабыми красными линиями на первом листочке проростка. Классификация при низких температурах хорошая. Жизнеспособность в теплице хорошая, в поле – плохая

Ген	Группа сцепления/Признак
ГРУППА D	
<i>c2</i> – Compactum-2	Сходен с геном <i>c</i> в группе A
<i>cx</i> – Creamex (<i>cx1</i>)	Проростки кремовый виресцент. Более старые листья нормально зеленые или иногда показывают желтовато-зеленые полосы. Легко классифицируется перед созреванием. Жизнеспособность умеренно хорошая в теплице, в поле – плохая
<i>ga</i> – Glume awned	Ости на обеих внешних чешуях в дополнение к остям на нижней цветковой чешуе. Остья на нижней цветковой чешуе редуцированы. Чешуя мягче и зерновки менее сжаты чешуей, что делает обмолот растений более легким. Классификация и жизнеспособность хорошие
<i>js</i> – Jadestripe	Похож на ген <i>gv</i> (группа сцепления A), за исключением того, что растения сильные и различия по цвету между жилками и межжилочным пространством не так заметны. Классификация хорошая на первом листе, позже – менее хорошая. Жизнеспособность хорошая
<i>pa3</i> – Pollen	Абортивность пыльцы. Мейоз нормальный. Яйцеклетки фертильные. Зрелая пыльца обычно, но не всегда, лишена крахмала. Классификация и жизнеспособность хорошие
<i>y</i> – Yellow	Растения желтоватые от стадии всходов до зрелости. Классификация хорошая. Жизнеспособность умеренно хорошая в теплице, в поле – плохая
ГРУППА E	
<i>B</i> – Black	Пигмент на зрелом колосе. Классификация в некоторые сезоны хорошая, в другие – плохая. Жизнеспособность нормальная
<i>Gp</i> – Glume pubescence	Слабое опушение различной степени на чешуях. Классификация хорошая. Жизнеспособность нормальная
ГРУППА F	
<i>cx3</i> – Creamex-3 (<i>cx1</i>)	Проростки и молодые листья более старых растений виресцент кремовые, изменяющиеся к светлому. Классификация хорошая. Жизнеспособность в теплице удовлетворительно-хорошая, в поле – плохая
<i>g</i> – Green	Отсутствие или уменьшение красного пигмента особенно явно в coleoptile и первом листе. При низких температурах проростки развивают красный цвет, при высоких – без красной основы
<i>glx</i> – Glossyex	Проростки как виресцент, так и глянцевые. Классификация хорошая. Жизнеспособность от плохой до удовлетворительной в теплице, в поле – нежизнеспособны
<i>pa</i> – Pollen abortion (<i>pa-a</i>)	Мейоз нормальный, но зрелая пыльца лишена крахмала. Яйцеклетки фертильные. Классификация и жизнеспособность хорошие
<i>lx2</i> – Lihtex - 2	Первый лист виресцент светло-зеленый, последующие – светлые или нормально зеленые. Классификация при прохладных температурах хорошая на первом листе. Жизнеспособность хорошая
ГРУППА G	
<i>ar2</i> – Argentia (<i>ar-b</i>)	Сходен с геном <i>ar-a</i> (группа A) на стадии проростков. Более старые растения имеют нормальные белые полосы
<i>e1</i> – Early-1	Сходен с <i>e2</i> (группа C), исключая крайне раннеспелый мутант. Менее сильный и менее кустистый, чем <i>Early-2</i> растения. Классификация и жизнеспособность – хорошие



Гены, нераспределенные по группам сцепления:

- (i) *Aog*
- (ii) *Bk*
- (iii) *Pn*, если *Pn* и *Rc1* неаллельны
- (iv) *Sg*, *La*, *Fg*, *Lh* если ни *La* и *B1*, ни *Lh* и *Q* неаллельны

Рис. 3.13. Генетические карты четырех групп сцепления *T. monococcum* (по: [Kuspira J. et al., 1989]) (вверху короткое, или S, плечо, внизу – длинное, или L, если хромосома метацентрическая, то α - и β -плечо). Вверху более детальная карта участка хромосомы 5A.

Таблица 3.6

Частота *Gpi-1* генотипов и яровых и озимых форм у диплоидных видов пшениц и эгилопсов

Вид	Число образцов		Число образцов с <i>Gpi-1</i> *			
	яровых	озимых	$\beta\beta$	$\gamma\gamma$	$\delta\delta$	$\xi\xi$
<i>Triticum</i>						
<i>T. urartu</i>	4**	263	11	0	151	4
<i>T. boeoticum</i>	10	36	1	0	29	0
<i>T. monococcum</i>	134	147	2	0	193	0
<i>T. sinskajae</i>	1	0	0	0	1	0
<i>Aegilops</i>						
<i>Ae. speltoides</i>	18	8	$18 + 2^a + 7^b$	0	$0 + 6^a + 3^b$	0
<i>Ae. squarrosa</i>	27	198	0	25	0	0

* – *Gpi-1* варианты рода *Triticum*, согласно N.P. Goncharov et al. [1998]; ** – как показали исследования ретротранспозонов, вероятно, два образца могут оказаться *T. boeoticum* без жесткого опущения листьев (см. раздел 4.2.1); ^a – полиморфные образцы с двумя или более гомозиготными генотипами; ^b – полиморфные образцы с гетерозиготами и только с одним типом гомозиготных генотипов.

(табл. 3.7)⁸. В то же время большинство возделываемых форм тетраплоидных видов пшениц белозерны.

У *T. monosocum* из 165 изученных образцов 21 имеет опушенную чешую, 15 – черную окраску колоса, и только один образец – одновременно черную чешую и опушенный колос. Так же только один образец *T. monosocum* из всех изученных обладал восковым налетом на вегетативных органах. Как видим (см. табл. 3.6), полиморфизм по ряду признаков у этого вида минимален. И с точки зрения изучения генетики вида, потеря коллекции мутантов L. Smith – невосполнимая утрата.

Незначительный полиморфизм имеется и у *T. boeoticum*, и у *T. urartu*. У последнего вида из 202 изученных образцов только 10 имели опушенные чешуи колоса и 4 образца из 267 изученных были яровыми (табл. 3.8).

У *Ae. speltooides* только один образец из 89 изученных обладал темно-коричневым цветом колоса, и не было обнаружено ни одного образца с черным колосом. При этом только один из изученных образцов имел опушенную колосковую чешую. В то же время из 494 изученных образцов *Ae. squarrosa* ни у одного нами не обнаружено с опушенной колосковой чешуей.

Таблица 3.8

**Изученность генетического контроля морфологических признаков
у диплоидных видов пшениц**

Признак	Символ гена	Число генов (хромосомная локализация)	Образцы с	
			доминантными генами	рецессивными генами
Тип развития	<i>Vrn</i>	2 (5A, ?)	<i>T. sinskajae</i>	к-20491 <i>T. monosocum</i>
То же	<i>Vrn</i>	1 (?)	PI 428297 <i>T. urartu</i>	к-33869 <i>T. urartu</i>
»	<i>Vrn</i>	1 (?)	PI 427328 <i>T. boeoticum</i>	к-20741 <i>T. boeoticum</i>
Опушенные колосковые чешуи	<i>Hg</i>	1 (1AS)	ART-1-608 <i>T. monosocum</i>	к-18105 <i>T. monosocum</i>
Черная чешуя	<i>Bg</i>	1 (1AS)	PI 13962 <i>T. monosocum</i>	к-18105 <i>T. monosocum</i>
То же	<i>Bg</i>	1 (1AS)	IG 44827 <i>T. urartu</i>	к-33869 <i>T. urartu</i>
Красное зерно	<i>R</i>	1 (3AL?)	Все изученные <i>T. monosocum</i>	Нет
Безостость	<i>awnS</i>	1 (5A)	<i>T. sinskajae</i>	к-20400 <i>T. monosocum</i>
Опушенное влагалище листа	<i>HS</i>	1	Линия 7 (№ 6407) из к-14384 <i>T. boeoticum</i>	Линия 10 (№ 6410) из к-14384 <i>T. boeoticum</i>
Красный колелоптиле	<i>Rc</i>	1 (7A)	к-18105 <i>T. monosocum</i>	к-8555 <i>T. monosocum</i>
Семикомпактный колос	<i>sog</i>	2	<i>T. sinskajae</i>	Большинство образцов <i>T. monosocum</i>
Голубое зерно	<i>Ba</i>	?	к-28300 <i>T. boeoticum</i>	к-28132 <i>T. boeoticum</i>
Одна ость	<i>Ua</i>	?	к-20746 <i>T. monosocum</i>	к-18105 <i>T. monosocum</i>

⁸ Интересно, что не описано белозерных форм и у другой “кашной” культуры – пшеницы *T. dicocum*.

Таким образом, выявленный полиморфизм у диплоидных эгилопсов и пшениц, доноров элементарных геномов полиплоидных видов минимален, и требуются титанические усилия для обнаружения контрастных форм (см. табл. 3.7). Одним из способов расширения полиморфизма может служить интрогрессия новых генов и их аллелей из видов-сородичей родов подтрибы *Fruментaceae*. Не ясна возможность интрогрессии генов из видов *Thinopyrum* Á. Löve (=syn. *Agropyron* Gaertn.). Хотя приоритет в этой области долгие годы удерживался нашей наукой [Цицин Н.В., 1933, 1954, 1981].

3.2. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ РОДА *Triticum* L. И ВОЗМОЖНОСТИ РАСШИРЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦ ЗА СЧЕТ ГЕРМИПЛАЗМЫ ВИДОВ-СОРОДИЧЕЙ

Пшеницу начали культивировать на пороге эпохи шлифованного камня – неолита. Родиной диких и культурных видов пшениц считается Малая Азия и прилегающие к ней страны Западной, или Передней, Азии [Регель Р.Э., 1922; Фляксбергер К.А., 1938]. Собирательство, а затем и земледелие в Западной Азии могли возникнуть только в тех районах, где в достаточном количестве росли в диком состоянии злаки с довольно крупным, пригодным в пищу зерном [Писарев В.Е., 1964а; Харлан Дж.Р., 1973]. Исходя из этой гипотезы, поиск предковых форм исследователи ведут в этих районах (рис. 3.14, см. также рис. 4.20 и 4.31). *Ae. squarrosa* найдена на севере Сирии [Sankary M.N., 1990]. Центр происхождения *Ae. speltoides* – также в Сирии [Sankary M.N., 1990]. В настоящее время последний вид занимает весь ареал “Плодородного полумесяца” [Sankary M.N., 1990]. По мнению ряда авторов, при создании мягкой пшеницы “природа использовала генетический потенциал родов *Triticum* L. и *Aegilops* L., не заботясь о подборе качественных исходных форм” [Мигушова Э.Ф., 1975а, с. 3]. Исследователи в состоянии исправить эту “ошибку природы”. Поэтому изначально искусственные амфиплоиды были созданы для того, чтобы получить растения с комбинацией новых хозяйственно важных признаков уже существующих сортов с таковыми родственных видов [Жуковский П.М., 1944; Tschermak E. von, Bleier H., 1926; von Tschermak E., 1930]. Д. Костов [1940] предложил использовать искусственные амфиплоиды для интрогрессии генов из диплоидных видов пшениц в гексаплоидные. Искусственные амфиплоиды являются источниками генов устойчивости к болезням [Зарубайло Т.Я., Таврин Э.В., 1972; Лайкова Л.И. и др., 2004] и других признаков [Lage et al., 2005]. Большинство амфиплоидов из созданных E. von Tschermak [von Tschermak E., Bleier H., 1926], О.Н. Сорокиной [1937а,б], А.Р. Жебраком [1957] и рядом других исследователей утеряны. Сохранение рукотворных амфиплоидов как уникального генофонда безотносительно предполагаемых целей их дальнейшего использования в настоящее время является неотложной задачей, так как официально они выделены в отдельный раздел только в единственном в мире генбанке – в Университете г. Киото [Catalogue..., 1997/1998, с. 249–252]. Первый шаг для их сохранения – ботаническая “легализация”,

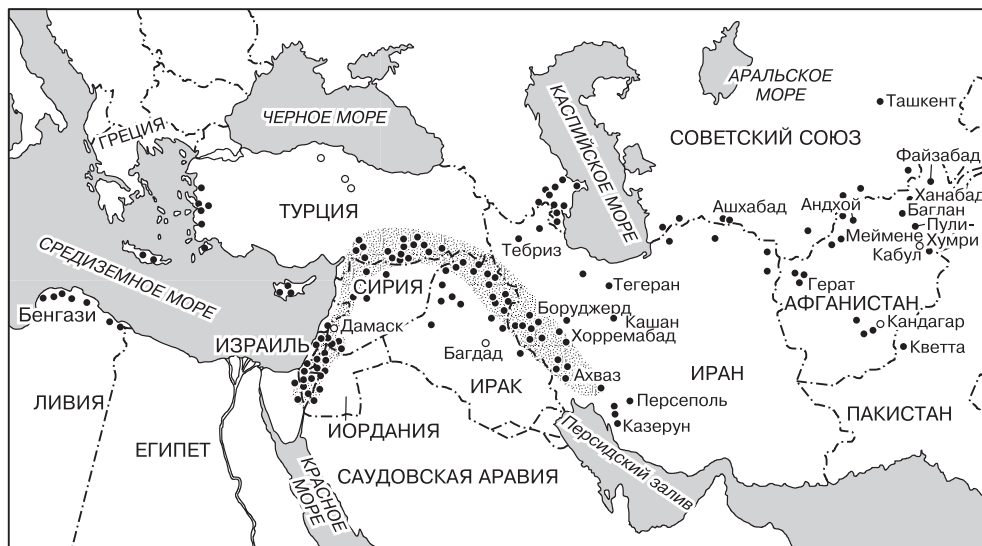


Рис. 3.14. Плодородный полумесяц и распределение мест обнаружения дикого ячменя (по: [Zohary D., Hopf M., 1988]).

т. е. включение их в отдельную секцию *Compositum* N.P. Gontsch. рода *Triticum* L. [Гончаров Н.П., 2002]. Второй – внесение их в каталоги основных генбанков мира в виде отдельного производства. Третий, и наиболее простой, путь – их закладка на длительное хранение, пока решается второй вопрос. Правда для этого необходимо создать такую структуру хранения.

D.-C. Liu et al. [1998] показали, что образцы подвида *eu-squarrosa* *Ae. squarrosa*, не участвовавшего в становлении мягкой пшеницы, характеризуются более высокой устойчивостью к прорастанию на корню, чем образцы подвида *strangulata* – донора генома D гексаплоидных пшениц. Поэтому решение задачи ресинтеза и(или) улучшения существующего биоразнообразия возделываемых видов пшениц будет эффективно только в случае использования для этой цели хорошо изученного исходного материала, т. е. видового разнообразия родов *Triticum* и *Aegilops*.

Начиная со второй половины XX в. и до настоящего времени эрозия генофонда культурных видов растений ставит много проблем [Льюис С.Ф., 1976], на которые долгое время не обращали внимания или считали непервоочередными. Созданию эталонных коллекций аборигенного генофонда (особенно это касается стран Юго-Восточной, Центральной Азии и Индии, т. е. стран, местный генофонд культурных растений которых наиболее пострадал от “зеленой революции”), несомненно, должно предшествовать комплексное изучение сохранившихся в коллекциях и генбанках стародавних и местных сортов [Mir R.R. et al., 2012]. Однако до получения первых положительных результатов могут потребоваться десятилетия кропотливой работы больших коллективов исследователей (см., например, обзоры по *T. dicoccoides* [Poyarkova H., 1988; Nevo E., 2001; Xie W., Nevo E., 2008; Özkan et al., 2011]).

Структурную основу любого вида составляют популяции, каждая из которых включает в себе часть его генофонда [Грант В., 1984]. В их число входят и сортовые популяции, как относительно обособленные репродуктивные единицы. Элементарной единицей структуры популяций самоопыляющихся видов является биотип – группа генетически близких организмов (с сожалением заметим, что биотип – категория не таксономическая). Важнейшей характеристикой популяций служит их внутривидовая генетическая изменчивость (полиморфизм) по дискретным качественным и непрерывным количественным признакам. Совокупность генов всех популяций, составляющих вид, получила название “генофонд”. В настоящее время более популярен термин “биоразнообразие” [Гиляров А.М., 1996]⁹. Каждый вид имеет свою генетическую конституцию, и внутривидовые различия проявляются прежде всего в существовании репродуктивных барьеров, защищающих генофонд видов от несвойственных им генов и их сочетаний. Однако для культурных видов, в том числе для пшениц, наличие репродуктивных барьеров часто не является видовой характеристикой, и большинство из них с относительной легкостью скрещиваются между собой, давая плодовитое потомство. Правда в условиях эксперимента у некоторых видов пшениц существуют системы генов, например, гибридных некроза, хлороза или гибридной карликовости, которые препятствуют свободному обмену генетического материала даже внутри одного и того же вида [Мережко А.Ф. и др., 1986; Hermesen I.J.Th., 1963]. Причем было показано, что азиатские и европейские образцы как мягкой пшеницы, так и *T. spelta* отличаются по частоте встречаемости доминантных генов гибридного некроза: для первых характерен ген *Ne1*, для вторых – *Ne2* [Tsunewaki K., Nakai Y, 1973]. Интересно в связи с этим заметить, что обнаруженный в районе озера Ван (Турция) вид *T. vavilovii* имеет доминантный ген *Ne1* [Tsunewaki K., 1969], что свидетельствует о его неевропейском происхождении. В то же время дикорастущие виды пшениц, например *T. dicoccoides* и *T. araraticum*, имеют только доминантные гены *Ne1* и не имеют комплементарного ему *Ne2* [Mori N., Tsunewaki K., 1992]. Для сортимента из 68 сортов твердой пшеницы характерно преобладание доминантного гена *Ne1*, а доминантный ген *Ne2* не был у них обнаружен [Казарян Л.Г., 1976]. Показано, что яровые и озимые сорта мягкой пшеницы отличаются по частотам генов гибридного некроза. В экспериментах В.А. Пухальского [1976] среди озимых сортов с генами гибридного некроза преобладают сорта с доминантным геном *Ne2* (43 % от числа изученных), в то время как среди яровых сортов выше частота встречаемости доминантного гена *Ne1* (38 % от числа изученных). Среди озимых сортов 11 % были с доминантным геном *Ne1* и среди яровых 8 % – с *Ne2*, в то время как среди местных сортов частоты составили 36, 46, 22 и 4 % соответственно. Среди местных сортов гексаплоидных пшениц из бывших

⁹ При этом господствует унитарный подход к оценке пользы биоразнообразия [Гиляров А.М., 2011].

среднеазиатских республик СССР около 44 % имели доминантный ген *Ne1*. Остальные были рецессивными по генам гибридного некроза [Pukhalskiy V.A. et al., 2009].

Преобладание ареала мягкой пшеницы над остальными видами пшениц объясняют наличием у нее широкой наследственной изменчивости, экологической пластичности, устойчивости к низким и высоким температурам, к избытку и недостатку влаги, а также к разным болезням и вредителям [Писарев В.Е., 1964а]. В ряду *T. urartu* (A^uA^u) → *T. durum* (BBA^uA^u) → *T. aestivum* (BBA^uA^uDD) с увеличением уровня пloidности скачкообразно увеличился ареал видов и потенциал их формообразования. Однако на сегодняшний день генетический потенциал возделываемых видов почти исчерпан. Эрозия их генофонда привела к тому, что в большинстве стран с высоким развитием сельскохозяйственного производства от сохранения зародышевой плазмы видов-сородичей перешли к ее целенаправленному изучению и вовлечению в селекционный процесс. Впервые проблема “раскрытия” генетического потенциала видов-сородичей для селекции была сформулирована Н.И. Вавиловым [1932, 1935а] и его школой. Наличие во ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова одной из самых значительных не только по объему, но и по разнообразию видов-сородичей пшениц и родственных ей видов мировых коллекций [Брежнев Д.Д., Корovina О.Н., 1981] и богатые традиции их изучения [Регель Р.Э., 1908; Фляксбергер К.А., 1915; Антропов В.И., Антропова В.Ф., 1929; Пшеница, 1979; Рожь, 1989; Ячмень, 1990] дают отечественным исследователям уникальную возможность для поиска полиморфизма по самым разным признакам и его последующего использования в селекции.

Основное описанное в настоящее время разнообразие рода пшениц так или иначе связано как с бывшим Советским Закавказьем (территории Армении, Азербайджана и Дагестана) [Туманян М.Г., 1929, 1933; Мустафеев И.Д., 1961, 1964; Дорофеев В.Ф., 1972; и др.], так и с прилегающими к нему территориями Северо-Западного Ирана и Северо-Восточной Турции, которые досконально обследованы экспедициями советских тритикологов [Черняковская Е.Г., 1930; Жуковский П.М., 1933; Удачин Р.А., 1969а]. Второй обособленный регион биоразнообразия пшениц – бывшие советские республики Средней Азии. Это один из древнейших очагов хлебопашества [Бензин В., 1913, 1914; Фляксбергер К.А., 1938; Вавилов Н.И., 1965; Удачин Р.А., 1969б, 1981]. Он изобилует формами возделываемых видов, образцы из которого так же интенсивно собирались практически с момента основания мировой коллекции пшениц ВИР [Бензин В., 1913, 1914; Фляксбергер К.А., 1924/1925].

Ряд исследователей полагают, что изучение видов-сородичей и точная идентификация видов-доноров элементарных геномов позволят совершить вторичный целенаправленный синтез (ресинтез) мягкой пшеницы с целью улучшения ее “генетического содержания” за счет потенциально возможных доноров геномов из рода *Aegilops* [Мигушова Э.Ф., 1975; Пшеница, 1979]. В настоящее время это очень актуально, так как генофонд культи-

вируемых видов как по генам устойчивости, так и по другим, контролирующим ценные хозяйственно-биологические признаки и свойства, истощается, и возникает все большая необходимость их пополнения за счет других видов, сохранивших больший полиморфизм. Для пшениц такими источниками являются виды родов *Aegilops*, *Thinopyrum* (*Agropyron*), *Haynaldia* (*Dasypyrum*) [Knott D., 1987b; McIntosh R.A. et al., 2008–2011]. В то же время не исследованы в этом плане многие виды рода *Triticum*, а поэтому неясны и возможности их использования для расширения биоразнообразия как по морфологическим, так и по хозяйственно важным признакам.

Рассмотрим возможную селекционную ценность и изученность по хозяйственно важным признакам некоторых включенных в нашу работу видов-сородичей пшеницы.

Род *Aegilops*. Изучение практически всех видов этого рода развивалось и развивается спорадически, только в связи с их высокой устойчивостью к ряду грибных болезней и некоторым насекомым-вредителям, а также возможностью успешного проведения между ними и возделываемым видами пшениц интрогрессивной гибридизации для передачи этих признаков последним [Innes R.L., Kerber E.R., 1994].

Селекционная ценность видов секции *Sitopsis* и *Vertebrata*. Считается, что геном D обеспечил мягкой пшенице увеличение приспособленности к условиям внешней среды [Пшеницы..., 1976], повышение зимо- и морозостойкости [Шулындин А.Ф., 1972], улучшение хлебопекарных качеств, в том числе упруго-эластичных свойств клейковины [Тютюрев С.Л. и др., 1973], и увеличение урожайности. В то же время наличие этого генома у гексаплоидов повлекло за собой снижение устойчивости к грибным болезням [Bai D., Knott D.R., 1992; Пухальский В.А., 2005] (латинское название *Ae. squarrosa* – Э. *покрытый паршой*) и снижение содержания белка в зерне [Мойса И.И., 1974]. И хотя этот вид является донором устойчивости к нематодам *Meloidogyne incornata* и *M. javanica* [Kaloshian I. et al., 1990], “отрицательных” признаков в нем больше. Использование же вида *Ae. speltoides*, напротив, определяется, во-первых, его устойчивостью к грибным болезням [Лапочкина И.Ф., 1999; Damana A.B. et al., 1990], во-вторых, высоким содержанием белка в его зерне [Конарев В.Г., 1980]. Однако *Ae. speltoides* отличается от большинства других диплоидных видов *Aegilops* негативными свойствами – позднеспелостью, длинностебельностью [Damana A.B. et al., 1990] и обладает гаметоцидным эффектом [Endo T.R., 1979].

Род *Triticum*. Практически для всех ди- и тетраплоидных пшениц характерно высокое содержание белка в зерне, а для ряда – наличие иммунитета к грибным болезням [Жуковский П.М., 1971; Пшеницы..., 1987]. Некоторые из ранее возделываемых видов, как то *T. monosocum*, *T. dicocum*, *T. spelta*, не требовательны к условиям произрастания [Вавилов Н.И., 1935б; Пшеницы..., 1987] и обладают высокими вкусовыми [Дворцовая кухня, 1998] и диетическими качествами. Невозделываемые в

настоящее время виды пшениц являются донорами диетических свойств. Например, клейковина и отдельные глиадиновые фракции запасных белков полбы (*T. dicoccum*) и *T. monococcum* содержат значительно меньше аллергенных веществ [Vincentini O. et al., 2007], вызывающих так называемую “целиаковую болезнь” [Sollid L.M., 2000] примерно у 1 % населения Земли.

Показано, что контролируемая геном *a-Gli-2* фракция запасных белков связана с аллергическими реакциями на клейковину и “запуском” иммуно-гистохимической реакции в кишечнике человека. T.W.J.M. van Herpen et al. [2006] показали, что основные эпитопы расположены в N-концевом участке гена *a-Gli-2*. В последующем было выявлено 35 мутаций для N-конца гена *a-Gli-2* [Abugalieva S., Turuspekov Ye., 2010]. Вместе с консервативной последовательностью 31-49 в данном регионе *a-Gli-2* имеются три специфических эпитопа с консервативными последовательностями – *Glia-a-2*, *Glia-a-9* и *Glia-a-20*. Нуклеотидные последовательности гена *a-Gli-2* были преобразованы в аминокислотную последовательность для всех 24 сортов пшеницы. В результате установлено, что все 24 анализируемых сорта не имели эпитопа *Glia-a-2*, 18 сортов имели в своем составе как эпитоп *Glia-a-9*, так и эпитоп *Glia-a-20*, три сорта не имели эпитопа *Glia-a-9*, а у трех других сортов не было обнаружено эпитопа *Glia-a-20* [Абугалиева С.И., 2010; Abugalieva S., Turuspekov Ye., 2010]. Таким образом, существует реальная возможность сконструировать неаллергенную мягкую пшеницу.

Результаты изучения ди- и тетраплоидных пшениц как возможных источников хозяйственно важных признаков и свойств даны в табл. 3.9.

Кратко остановимся на возможной селекционной ценности и изученности гексаплоидных видов пшениц.

Настоящая полба (спельта). Настоящая полба, или спельта (*T. spelta*), с XIX в. до начала XX в. широко возделывалась в Европе (на юге – в Астурии, в центре – Швабии, Саксонии, Баварии) [Фляксбергер К.А., 1935, 1938] и в горных районах Ирана [Kuskuck H., 1959] в Азии. К ее основным положительным свойствам можно отнести нетребовательность к почвам, устойчивость к низким температурам, толерантность к вредителям, к отрицательным – пленчатость и низкую урожайность. В Германии в конце XIX–начале XX в. этот вид широко применялся в селекции мягкой пшеницы для проведения скрещиваний с целью объединить зимостойкость, большую кустистость, нетребовательность к почвам и климату, устойчивость к ржавчине и качество зерна спельты с неполегаемостью и урожайностью скверхеда (разновидность мягкой пшеницы – см. рис. 1.13, Д) [Фляксбергер К.А., 1938]. Обрушенные зеленые зерна этого вида (“грюнкорн”) используются для приготовления супов [Вульф Е.В., Малеева О.Ф., 1969]. В этой связи интересно заметить, что в гибридной комбинации *T. spelta* var. *arduini* на сорт Кооператорка мягкой пшеницы А.В. Пухальский и И.Л. Максимов [1970] обнаружили 1/16 часть растений с зеленой окраской перикарпа и описали их в качестве новых разновидностей.

Таблица 3.9

**Возможная селекционная ценность и изученность
ди- и тетраплоидных видов пшениц**

Вид	Положительные свойства	Отрицательные свойства	Используемость в селекции / Ареал
1	2	3	4
Диплоиды ($2n = 14$)			
<i>T. urartu</i>	Повышенное содержание белка в зерне [Пшеницы..., 1987], устойчивость к абиотическим стрессам [Valkoun J., 2001]	Восприимчив к желтой ржавчине и мучнистой росе	Не используется. Армения, Турция, Иран, Ирак, Ливан
<i>T. boeoticum</i>	Устойчивость к грибным болезням, высокое (до 37 %) содержание белка в зерне [Пшеницы..., 1976]	Цитоплазма дает ЦМС [Hori T., Tsunewaki K., 1967]	Неизвестна. Произрастает в пределах горной дуги Тавра-Загроса, в Анатолии, Северо-Западном Иране, Юго-Восточной Турции
<i>T. monococcum</i>	Крупная и фуражная культура [Вульф Е.В., Малеева О.Ф., 1969]. Иммуниет к грибным болезням [Biffen R.M., 1907], устойчивость к полеганию	Низкая семенная продуктивность [Пшеницы..., 1976]. Снижение иммунитета при создании полиплоидных форм [Зарубайло Т.Я., Таврин Э.В., 1972]	Используется в Италии. Возделывание приурочено к горным районам ряда регионов мира
Тетраплоиды ($2n = 14$)			
<i>T. dicoccoides</i>	Высокое содержание белка в зерне [Пшеницы..., 1987]. Скороспелость [Valkoun J., 2001]	Наличие форм, восприимчивых к грибным болезням [Пшеницы..., 1987]. Плохая скрещиваемость с культурными видами	Интрогрессированы гены устойчивости к ржавчине [Рабинович С.В., 1972]. Произрастает в Израиле, Юго-Западной Турции и Ливане
<i>T. dicocum</i>	Низкая требовательность к условиям произрастания. Устойчивость к болезням и вредителям. Высокое содержание белка в зерне. Крупная культура ¹	Низкая урожайность	Широко. Область возделывания – Европа, Закавказье, Северная Америка, Индия
<i>T. aethiopicum</i>	Скороспелость, устойчивость к болезням. Наличие безостых разновидностей	Слабая кустистость, низкая урожайность	При создании сортов Севиндж и Джафари. Возделывается в Эфиопии и Йемене
<i>T. timopheevii</i>	Устойчивость к грибным болезням [Жуковский П.М., 1971]	Малое число колосков в колосе [Костов Д., 1940]. Цитоплазма дает ЦМС	Получены интрогрессивные формы мягкой пшеницы. Возделывалась в Восточной Грузии (Рача-Лечхуми)

Окончание табл. 3.9

1	2	3	4
<i>T. polonicum</i>	Длинная зерновка, крупнозерность, неприхотливость	Высокорослость, низкая урожайность, восприимчивость к грибным болезням. Дает много отходов при обмолаоте [Вульф Е.В., Малеева О.Ф., 1969].	Встречается как примесь в ареале твердой пшеницы
<i>T. carthlicum</i>	Устойчивость к низким температурам, устойчивость к прорастанию на корню и в валках. Устойчивость к болезням	Слабая засухоустойчивость (в том числе почвенная), мелкозерность, низкие хлебопекарные качества	При создании сортов Rang, Ракета. Произрастает в Закавказье и прилегающих к Армении и Грузии районах Турции

Примечание: ¹ – разновидности с глубокой бороздой обеспечивают лучшую ценность крупы, с неглубокой – повышенный выход муки [Крюкова А.Г., 2005].

Пшеница компакtum. Реликтовый вид *T. compactum* в прошлом имел значительное распространение [Кобелев В.К., 1929; Пшеницы..., 1976]. Экологически он является типичной горной пшеницей, максимальное разнообразие которого было обнаружено в Афганистане [Вавилов Н.И., 1987] и Турции [Жуковский П.М., 1933] (возможно, потому, что к началу XX в. *T. compactum* в других странах уже широко не возделывался). Некоторые формы обладают высоким хлебопекарным качеством, повышенным содержанием белка, устойчивы к полеганию и сравнительно выносливы к низким температурам. К отрицательным свойствам *T. compactum* можно отнести не очень высокую продуктивность и сильную восприимчивость к грибным болезням [Пшеницы..., 1987].

Пшеница круглозерная. Эндемичный индийский вид, характеризуется короткой, исключительно устойчивой к полеганию и прочной соломиной [Вульф Е.В., Малеева О.Ф., 1969], направленными вверх листьями [Carvalho de F.I.F., Qualset C.O., 1978], шаровидным, стекловидным, высокобелковым зерном (округлая форма зерновки, кроме того, обеспечивает высокий выход муки)¹⁰. К отрицательным признакам *T. sphaerococcum* относится сильная восприимчивость к ржавчине и мучнистой росе. Вид возделывался в департаментах Madhya Pradesh и Urrar Pradesh [Жуковский П.М., 1985a]. Все образцы яровые.

Пшеница Вавилова. *T. vavilovii* – эндемик озера Ван. Вид – ксерофит [Вавилов Н.И., 1935б; Гандилян П.А., 1974]. Обладает засухоустойчивостью и зноевыносливостью [Пшеницы..., 1976], устойчив к некоторым гриб-

¹⁰ Первый российский сорт с шарозерной формой зерна районирован в Краснодарском крае (оригинатор – КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко, селекционеры – академик РАСХН Л.А. Беспалова с сотр.).

ным болезням [Bariana H.S. et al., 2002]. Это единственный вид спелт, у которого отсутствует ломкоколосость [Туманян МГ., 1957]. После созревания имеет менее одревесневшие колосковые чешуи, чем *T. spelta*. Все образцы озимые.

Пшеница маха. Эндемик Западной Грузии. К ее полезным признакам относят влаговывосливість, высокую облиственность, прочность соломины, способность произрастать на щелочных и щебнистых почвах [Пшеницы..., 1976], неприхотливость и зимостойкость [Вульф Е.В., Малеева О.Ф., 1969]. Перспективна для возделывания на зеленый корм. Хорошо скрещивается как с *T. dicoccoides*, так и с мягкой пшеницей [Менабде В.Л., 1948]. Следовательно, может быть использована в качестве вида-моста для интрогрессии генетического материала *T. dicoccoides* в *T. aestivum*. Все образцы озимые.

После всестороннего изучения коллекционного материала одна из основных проблем – целенаправленная передача желательных признаков в экспериментальный материал, а затем его включение в селекционную проработку или генетические эксперименты. Интрогрессивная гибридизация в настоящее время является одним из мощных методов расширения биоразнообразия возделываемых видов и сравнительно чаще, чем это было ранее, используется в селекции [Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., 1985; Knott D., 1987b; Kuchel H. et al., 2005; Leonova I.N. et al., 2011]. Однако за свою историю растения выработали разнообразные защитные механизмы, обеспечивающие поддержание обособленности видов. Поэтому получение межвидовых гибридов связано с преодолением особенностей функционирования систем размножения видов, являющихся следствием их дивергенции [Суриков И.М., 1992]. “Неблизкородственные” виды, как правило, не могут быть непосредственно использованы в качестве доноров в синтетической селекции, и передача интересующих исследователя признаков возможна только посредством интрогрессивной гибридизации через бек-кроссы [Зарубайло Т.Я., 1976].

Другой путь передачи желательных признаков – синтез “новых” видов, которые облегчили бы скрещиваемость между ди- и гексаплоидными видами [Таврин Э.В., 1989]. Филогенетическая близость родительских форм не всегда определяет успешное протекание отдаленной гибридизации. Часто растения различных родов скрещиваются легче, чем виды внутри одного рода. В подтрибе *Fruментaceae* межродовые и межвидовые гибриды – явление довольно частое [Кузьмина Н.В., 1967; Махалин М.А., 1992; Persival J., 1921; Сорокина О.Н., 1934; Sharma H.C., Gill B.S., 1983; Maan S.S., 1987; Franke R. et al., 1992]. В то же время межродовые гибриды диких злаков из трибы пшеницевых – пырея, элимуса, ячменя и хайнальдии с пшеницами – в природе не зафиксированы. Все они получены экспериментаторами [Цицин Н.В., 1933; Писарев В.Е., Виноградова Н.М., 1944; Вакар Б.А., 1966; Martin A., Cubero J., 1981]. Н.И. Вавилов [1935б] считал, что для исследования вопросов межвидовой и межродовой гибридизации вряд ли имеется более удобный объект, чем пшеницы,

а наличие диких родственных видов и родов, с которыми скрещивается пшеница, позволяет подойти к вопросам ее радикальной переделки. Последнее до настоящего времени оказалось недостижимо, тем не менее интрогрессия новых признаков, генов и их аллелей из видов-сородичей и родственных родов в возделываемые виды пшениц – задача вполне реальная. Однако она упирается в слабую генетическую изученность видов-сородичей пшеницы и низкий внутривидовой полиморфизм потенциальных видов-реципиентов.

Согласно П.М. Жуковскому [1985б], “интрогрессия есть особый тип гибридизации, при котором в течение длительного времени происходит периодически повторяющееся проникновение генетического материала от одного рода или вида в другой, преодолевая изоляционный барьер” (с. 257). Репродуктивная межвидовая изоляция обуславливает постоянство видов, затрудняя в природных условиях горизонтальную интрогрессию генетического материала от одного вида к другому [Попов М.Г., 1927; Anderson E., 1949], выражается в несовместимости (полной стерильности межвидовых гибридов первого поколения). Однако культурные растения выведены из-под жесткого прессинга естественного отбора, и экспериментальное вмешательство позволяет в какой-то степени нарушить сложившееся равновесие. Россия имеет давние традиции не только в получении как отдаленных гибридов у растений вообще [Карпеченко Г.Д., 1935; Кельрейтер И.Г., 1940; Мичурин И.В., 1948], так и у пшеницевых в частности [Мейстер Г.К., 1930; Лебедев В.Н., 1933; Цицин Н.В., 1933, 1937, 1954, 1981; Державин А.И., 1935; Жебрак А.Р., 1944; Писарев В.Е., Виноградова Н.М., 1944; Цицин Н.В., Петрова К.А., 1963; и др.]. В то же время практически ничто не затрудняет использование видов-сородичей в генетических исследованиях.

У пшеницевых исследователи вынуждены преодолевать некоторые из выработанных природой барьеров, обеспечивающих нескрещиваемость, используя определенные генотипы [Lein A., 1943], мутанты [Riley R., 1966], специально созданные линии [Лапочкина И.Ф., 1999] и формы [Гашимов М.Э., 1997], методы культивирования незрелых зародышей [Коккинг Э., 1980] либо микроклонирование незрелых соцветий с последующей регенерацией растений из каллуса [Першина Л.А., 1995]. Использование *ph*-мутанта мягкой пшеницы позволило довольно успешно проводить отдаленные скрещивания для интрогрессии в нее чужеродного материала родственных видов [Sears E.R., Okamoto M., 1958; Sears E.R., 1975]. Кроме использования *ph*-мутанта исследователи вовлекают в скрещивания моно- и нуллисомные по хромосоме 5В растения, а также линию с нулли-тетрасомной компенсацией – нулли5В-тетра5D Chinese Spring. Использование такого материала обеспечивает протекание конъюгации между гомеологичными хромосомами пшеницы и видов других родов трибы и последующее получение материала с интрогрессией желаемых признаков.

В коротком плече хромосомы 5В установлен QTL-локуса *SKr*, ассоциированного с признаком “высокая скрещиваемость” (рис. 3.15).

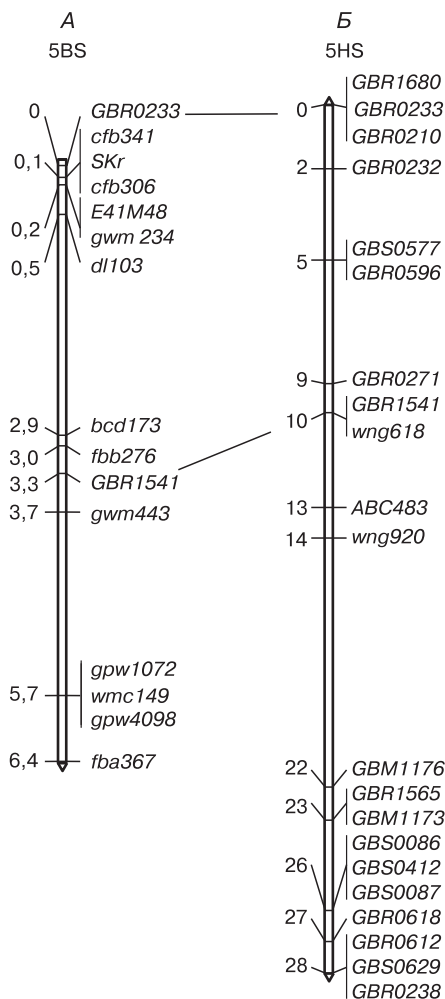


Рис. 3.15. Генетические карты и синтения локуса *SKr* мягкой пшеницы и ячменя.

А – короткое плечо хромосомы 5В пшеницы картировано для комбинации double haploid line MP98 на сорт Courtot; В – короткое плечо хромосомы 5Н ячменя дано согласно N. Stein et al. [2007] (по: [Alfarez W. et al., 2009]).

Переход на стыке XIX–XX вв. от науки описательной к науке экспериментальной очень сильно изменил соотношение информации не в пользу наблюдаемой исследователями в естественных условиях. Поэтому имеющаяся в настоящее время информация о фактах естественной межвидовой и межродовой гибридизации пшеницы очень отрывочна.

Отдаленную гибридизацию подразделяют на два вида: межвидовую и межродовую. Однако и те и другие скрещивания проводят в основном для:

- увеличения изменчивости;
- переноса признаков, не обнаруженных или недостаточно сильно выраженных у вида-реципиента;
- создания синтетических видов [Хейн Э.Дж., Смит Дж.С., 1970].

I. Гибриды с *Aegilops*

Мягкая пшеница представляет собой продукт естественной гибридизации диплоидных видов рода *Aegilops* с диплоидной пшеницей *T. urartu* с последующей амфиплоидизацией [Пшеница, 1979; Miller T., 1987]. Поэтому гибридизации полиплоидных пшениц с видами рода *Aegilops* всегда уделялось пристальное внимание.

А. Естественные гибриды с *Aegilops*. Первое упоминание о таких гибридах относится к 20-м годам XIX в. Сначала французский ботаник Е. Requier, а затем Е. Fabre [1852] заметили, что из семян, собранных с растений *Ae. ovata* L. кроме растений этого вида эгилопса часто вырастает *Ae. triticoides* Req., а в свою очередь из семян *Ae. triticoides* – растения, похожие по всем признакам на возделываемые в тех местах формы мягкой пшеницы, получившие название *Ae. speltaeformis* Jord. Во Франции *Ae. triticoides* нередко встречался в диком состоянии, однако почти никог-

да не завязывал семян, поэтому Е. Regel [1853] предположил, что это гибрид между *Ae. ovata* и мягкой пшеницей. D.A. Godron первый экспериментально исследовал природу этого гибрида. Он, а позже G. Genslow, J. Planchon, L. Vilmorin (цит. по: [Шмальгаузен И.Ф., 1874]), а также Е. Regel [1853, 1856] и J. Grönland [1861] показали, что при искусственном опылении *Ae. ovata* мягкой пшеницей получаются растения *Ae. triticoides*, похожие по морфологическим признакам колоса на тот сорт мягкой пшеницы, который использовался в скрещивании. Заметим, что и полученные экспериментально D.A. Godron гибридные растения, и обнаруженные в посевах пшеницы *Ae. triticoides* были бесплодны (цит. по: [Шмальгаузен И.Ф., 1874]). D.A. Godron показал, что в беккроссном потомстве *Ae. triticoides* с мягкой пшеницей получаются растения *Ae. speltaeformis*, но и они были также стерильны (цит. по: [Percival J., 1921]). В то же время потомство *Ae. triticoides* с мягкой пшеницей из окрестностей Agde около Montpellier, где экспериментировал Е. Fabre, через несколько генераций давало фертильную *Ae. speltaeformis*. По этому поводу А.Г. Эйг писал: "...почему так часты скрещивания *Triticum* и *Aegilops* как раз на юге Франции и как раз в определенном районе? Их мало в Италии и совсем не встретил ни в литературе, ни в гербариях из других стран. Просто потому, что там лучше обследовано, или это зависит от родителей, или тут и климат[ический] фактор?" [Письмо..., 1997, с. 189].

Два других случая массового получения гибридов между пшеницей и эгилопсами в естественных условиях зафиксированы в 1921 г. (близ Университетского имения Каплан-бек, г. Ташкент) и 1922 г. (в 5 верстах от Красноводопадского опытного поля) и описаны Г.М. Поповой [1923]. Растения, найденные в Каплан-беке, за немногим исключением, были стерильны. По одному зерну было получено от 7 гибридных растений из 300 изученных. Потомства этих F_2 гибридов были также стерильны, причем беккроссирование не дало положительных результатов [Попова Г.М., 1923].

Б. Экспериментально полученные гибриды с *Aegilops*. Первые спонтанные амфилоиды от скрещивания *Aegilops* с тетраплоидными видами были получены в экспериментах Е. von Tschermak, Н. Bleier [1926] и Н. Kihara, Y. Katayama [1931]. Об успешности скрещивания и получении плодовых гибридов у 0,21 % растений F_2 гибридов между тетраплоидами *Ae. ventricosa* и *T. durum* сообщает О.Н. Сорокина [1937б]. В ее экспериментах были выделены фертильные 42-хромосомные растения. Однако произошли они в результате самоопыления при частичном удвоении хромосом или от опыления пылью мягкой пшеницей, росшей рядом, автором прослежено не было. Несколько ранее Р. Laumont [1933] при скрещивании другого тетраплоидного вида *Ae. triuncialis* L. с *T. durum* также наблюдал выщепление растений, фенотипически похожих на мягкую пшеницу.

Е.Р. Sears [1941a, b, 1948, 1956b] определял фертильность и поведение хромосом в мейозе у F_1 гибридов и у амфилоидов, полученных в результате скрещивания диплоидной пшеницы *T. monosocum* с несколькими



Рис. 3.16. Колос амфиплоида $\times$ *Aegilotriticum* Tschermak (Гербарий отдела ГР пшеницы ВИР).

ми видами эгилопсов – *Ae. bicornis*, *Ae. speltoides*, *Ae. squarrosa*, *Ae. caudata* L., *Ae. umbellulata* Zhuk., *Ae. comosa* Sibth. et Sm. и *Ae. uniaristata* Vis. G. Kimber [1979] исследовал F_1 гибридов *T. monococcum* с *Ae. longissima* и *Ae. ligustica* (Savign.) Coss., которые также были стерильны. J.G. Wains, D. Barnhart [1992] по результатам ряда межвидовых скрещиваний диплоидных пшениц и *Aegilops* предположили, что *Ae. speltoides* обладает механизмом, вызывающим летальность его F_1 гибридов с диплоидными пшеницами. Е. von Tschermak, Н. Bleier [1926] описали константные промежуточные гибриды, полученные при скрещивании *Ae. geniculata* Roth [= *Ae. ovata* auct. non L.] ($2n = 28$) с *T. dicoccoides* ($2n = 28$) и *Ae. geniculata* ($2n = 28$) с *T. durum* Desf. var. *araseita* (Hochst. ex Körn.) A. Filat. ($2n = 28$) (геномы $C^u C^u M^o M^o BBA^u A^u$; $2n = 56$) [Tschermak E. von, Bleier H., 1926] (рис. 3.16). Впервые реальную возможность интрогрессии генов устойчивости из диплоидного вида *Ae. umbellulata* показал E.R. Sears [1955], использовавший для опыления мягкой пшеницы его облученную пыльцу (рис. 3.17).

Скрещиваемость возделываемых видов пшениц с родственными видами трибы *Triticeae*. Основные работы были посвящены генетике совместимости видов. Хотя оказалось, что и цитогенетическая стабильность получаемых гибридов, и их способность давать плодовитое потомство контролируются генетически и детерминированы в основном генами, определяющими поведение хромосом в мейозе [Щапова А.И. и др., 1987]. Для

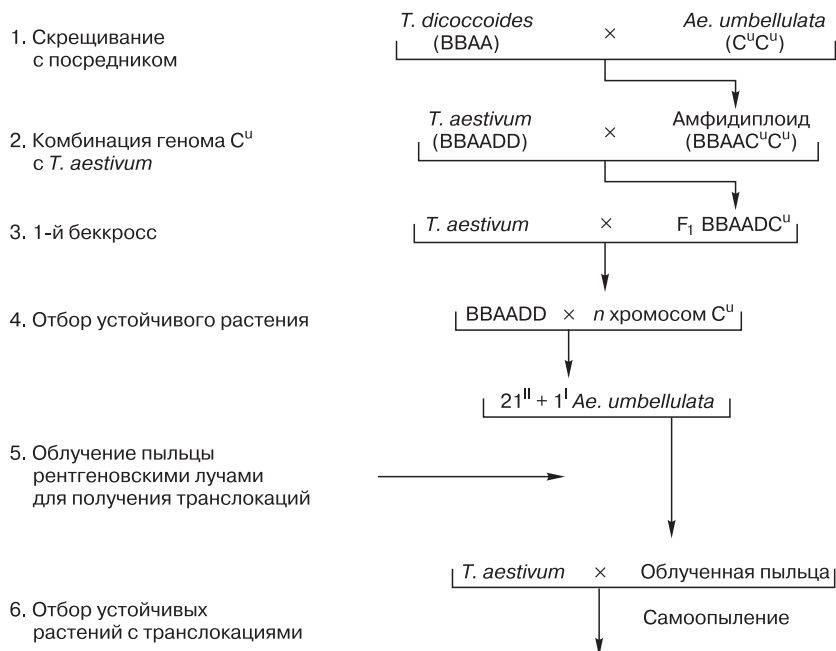


Рис. 3.17. Схема интрогрессии генов устойчивости из диплоидного вида *Ae. umbellulata* Zhuk. в мягкую пшеницу (по: [Уильямс У., 1968], с изменениями).

получения межвидовых гибридов большое значение имеет знание о скрещиваемости между используемыми для этой цели видами. Оно определяет использование определенных методов и методик.

II. Гибриды с *Secale*

А. Естественные гибриды с *Secale*. В естественных условиях гибридизация между рожью и пшеницей – явление довольно частое [Дорофеев В.Ф., 1966б; Канделаки Г.В., 1967]. Г.В. Канделаки [1967] полагала, что подвид *tacha* гексаплоидного вида *T. tacha* произошел с участием ржи. Случаи естественной гибридизации пшеницы с рожью, имевшие место на опытных полях в Арлингтоне (США) в 1914 г. и в Саратове (Россия) в 1918 г., были описаны С.Е. Leighty [1915] и Г.К. Мейстером [1930] соответственно. В последнем случае среди нескольких тысяч растений F₁ гибридов в дальнейшем было выделено несколько фертильных, описанных Н.А. Тюмяковым [1930]. По данным Г.А. Левитского и Г.К. Бенецкой [1931], эти растения оказались 56-хромосомными, поэтому они дали им название “октоплоидные гибриды” и предложили называть их амфидиплоидами (термин “амфидиплоид” был ранее предложен М. Навашиным [1927] для обозначения диплоидов, которые возникли или были созданы в результате объединения двух различных диплоидных наборов хромосом). В 1949 г. М.М. Якубцинер [1952] осуществил в Азербайджане широкомасштабный поиск зерен ржи в колосьях пшеницы. В его работе частота встречаемости зерен ржи на колос пшеницы была около 0,02–0,03 %. Еще

ниже (0,004 %) частота встречаемости спонтанных гибридов описана в работе А.М. Садыкова [1952]. В работах А.П. Иванова [Иванов А.П., 1958; Иванов А.П., Дорофеев В.Ф., 1964] и П.А. Гандиляна [1962] также описаны случаи спонтанной гибридизации пшеницы с рожью, имевшие место в других районах Закавказья.

Однако до сих пор не получено высокофертильных гибридов в обратной комбинации рожь на пшеницу. Такие аллоплазматические формы пшеницы поддерживаются с большим трудом в коллекциях исследователей. Это позволяет предположить очень низкую вероятность обнаружения жизнеспособных высокофертильных гибридов такого типа в природе.

Б. Экспериментально полученные гибриды с *Secale*. В 1875 г. A.S. Wilson [1876] впервые экспериментально получил межродовой пшенично-рожаный гибрид, скрестив мягкую пшеницу *T. aestivum* с рожью посевной *S. cereale*. Через несколько лет W. Rimpau [1891] в Германии были получены гибриды, давшие новую рукотворную культуру *Triticale* ($\times$ *Tritico-secale*). Потенциальные преимущества *Triticale* по отношению к родительским видам обусловлены большим числом колосков в колосе и большим числом зерен в каждом колоске (часто в результате их позднеспелости), высокой устойчивостью к болезням за счет объединения генов устойчивости пшеницы и ржи, способностью расти на бедных кислых почвах (направление селекции в Польше, Германии и Белоруссии) и при неблагоприятных условиях внешней среды [Mello-Sampayo Y., Viegas W.S., 1973]. При этом имеющиеся у *Triticale* недостатки в настоящее время уже не перекрывают преимущества этой культуры [Рябчун В.К. и др., 2007].

Скрещивания между культурной и дикой многолетней рожью *S. kuprijanovii* Grossh. вел А.И. Державин [1935], между рожью и *Ae. triuncialis* – Г.Д. Карпеченко, О.Н. Сорокина [1929].

III. Гибриды с *Hordeum* L.

А. Естественные гибриды с *Hordeum*. Естественные гибриды пшениц с *Hordeum* не описаны.

Б. Экспериментально полученные гибриды с *Hordeum*. Австралийский сорт мягкой пшеницы Bobs получил W. Farrer в 1896 г. в результате гибридизации сорта Blount's Lambrigg wheat и Nepal Barley или Bold Skinless (цит. по: [Percival J., 1921]). J.T. Pridham в прямом скрещивании сорта мягкой пшеницы Fife на Nepal Barley не получил положительных результатов, в то время как в реципрокном скрещивании получил семь зерен, из которых вырастил несколько растений F_2 гибридов.

В последнее время виды рода *Hordeum* часто привлекаются для получения межродовых гибридов с пшеницей. Предпосылкой таких экспериментов, как и в работах с тритикале, является объединение в одном растении хозяйственно важных признаков этих двух видов. Несмотря на то что показана реальная возможность получения гибридов пшеницы с ячменем, синтез таких форм и их использование в дальнейшей работе – процесс трудоемкий [Пендинен Г.И., 1989; Шумный В.К., Першина Л.А., 1989; Fedak G., Perry J., 1982]. В последнее время в ряде НИИ предпринимаются

попытки селекционного использования *Tritordeum* ($\times$ *Tritordeum*). Однако положительные прогнозы успешности ее использования преждевременны.

IV. Гибриды с *Haunaldia villosa* L. (*Dasypyrum villosum* (L.) Borb.)

А. Естественные гибриды с *Haunaldia*. Естественные гибриды пшениц с *Haunaldia* не описаны.

Б. Экспериментально полученные гибриды с *Haunaldia*. Е. von Tschermak [1930] получил амфиплоид гибрида *T. turgidum* ($2n = 28$) с *H. villosa* ($2n = 14$). Позже таковой был получен П.М. Жуковским, предложившим выделить его в отдельный род *Haunatricum* Zhuk. [Вакар Б.А., 1966]. Амфиплоид гибрида *T. dicoccum* ($2n = 28$) на *D. villosum* ($2n = 14$) был изучен В. Friebe et al. [1987] с использованием С-окрашивания хромосом.

Получение межвидовых гибридов пшениц с видами из других семейств довольно подробно рассмотрено в специальных обзорах (см., например, [Sears E.R., 1941b; Knott D.R., 1987b]).

При естественной гибридизации пространственное разделение видов растений и несовпадение времени их цветения, т. е. “внешние” причины, являются надежными факторами межвидовой изоляции. В то время как при искусственной гибридизации единственными факторами, определяющим ее успешность, становятся только “внутренние” причины – особенности споро- и гаметогенеза, опыления, взаимодействия мужского гаметофита с женским спорофитом, роста пыльцевой трубки, оплодотворения и семягенеза. Нарушение нормального протекания любого из вышеперечисленных этапов приводит к несовместимости, условно разделяемой исследователями на прогамную, сингамную, эмбриональную и постэмбриональную. Рассмотрение этих вопросов не входит в нашу задачу. Они могут быть обнаружены в общедоступных руководствах.

Установление многих существенных частных закономерностей несколько не продвинуло теорию отдаленной гибридизации. Показано, что у пшеницы признак “межвидовая и межродовая скрещиваемость” контролируется генетически: скрещиваемость с рожью – четырьмя рецессивными генами *kr1...kr4*, локализованными в хромосомах пятой гомеологической группы [Riley R., Chapman V., 1967; Lange W., Riley R., 1973; Sitch L.A. et al., 1986; Zheng Y. et al., 1992]. Гены *kr* имеют разную экспрессивность, в зависимости от фазы развития пестика цветка пшеницы. Пыльца же ржи с одинаковой скоростью проникает и растет в столбиках цветков разных сортов пшеницы, но у плохо скрещивающихся с ней сортов у основания столбика пыльцевые трубки свой рост прекращают [Jalani B.S., Moos J.P., 1981]. А.С. Zeven [1987] приводит каталог генотипов пшеницы по генам *kr*. Показано влияние генов *kr* на скрещиваемость пшеницы с культурным ячменем [Fedak G., Perry J., 1982]. Выявлено и обратное: существует полиморфизм по степени скрещиваемости образцов ржи [Ригин Б.В., 1986] и культурного ячменя [Pickering R.A., 1984] с пшеницей. У ржи показано наличие доминантного гена, контролирующего скрещиваемость с пшеницей [Tanner D.S., Falk D.E., 1981]. Обнаружено аналогичное влияние доминантного гена хромосомы 7 культурного ячменя, имеющей определенную гомеологию хромосомам 5-й группы пшеницы,

контролирующего несовместимость при скрещивании пшеницы с *Hordeum bulbosum* L. [Pickering R.A., 1984]. На практике несовместимость преодолевают несколькими способами:

- опылением возможно большего числа цветков для получения растений F_1 гибридов;
- использованием метода беккроссов для преодоления стерильности первого поколения гибридов для восстановления фертильности;
- использованием эмбриокультуры для получения жизнеспособного F_1 гибридов.

Исследователи широко используют для переноса желательных признаков от диплоидных видов в гексаплоидные, практически не скрещивающиеся между собой, “вид-мост” с промежуточным числом хромосом [Костов Д., 1936]. Такой вид способен скрещиваться как с первой, так и со второй родительской формами. На пшеницах этот метод применялся довольно широко [Valkoun J. et al., 1986]. Э.В. Таврин [1989] для передачи желательных признаков от диплоидных видов-доноров элементарных геномов полиплоидных пшениц предложил использовать создание гексаплоидных амфиплоидов с их последующей гибридизацией с мягкой пшеницей. Этот путь более трудоемок. Кроме того, идея использования для интрогрессивной гибридизации экспериментально созданных амфиплоидов [Жебрак А.Р., 1939а, б, 1944] не получила широкого распространения на практике в силу ряда причин, которые не предвидели создатели этой идеи. Оказалось, что гибридизация таких амфиплоидов с культивируемыми видами пшениц сопряжена с теми же проблемами, что и непосредственное использование исходных видов [Manssuri H., 1970]. То есть “запреты” на горизонтальный перенос генетической информации у растений остаются в силе, и требуются значительные усилия для их преодоления. Кроме того, рукотворные виды, такие как *Triticale*, позволяя увеличить перенос генетического материала в одном направлении (от ржи к пшенице), нимало не способствуют таковому в другом (от пшеницы ко ржи).

При отдаленной межвидовой гибридизации пшениц переносят в основном гены, контролирующие устойчивость к болезням и вредителям, высокое содержание белка и др. Этот метод является одним из эффективных в селекции пшениц [Лайкова Л.И. и др., 2004; Knott D.R., 1987b]. Он становится и одним из основных методов расширения биоразнообразия возделываемых видов пшениц. С использованием межвидовой гибридизации в мире создано значительное число сортов пшеницы, имеющих производственное значение. В селекции наиболее широко применяется гибридизация между мягкой и твердой пшеницами [Ильина Л.Г., 1996]. Саррубра, первый отечественный сорт такого направления, районирован с 1931 г., позже районирована большая группа его потомков и потомков его сестринской линии Сарроза – Альбидум 24, Саратовская 29, Саратовская 38, Саратовская 210. Thatcher – первый канадский сорт, полученный в результате использования такого же типа гибридизации [Вавилов Н.И., 1935б]. Сорт Кяхраба 10 является результатом отдаленной межродовой гибридизации твердой пшеницы с дикорастущей многолетней рожью и

последующим скрещиванием с польской пшеницей [Рабинович С.В., 1972]. Как правило, такие сорта становятся хорошими компонентами скрещивания для получения перспективного селекционного материала [Гончаров Н.П., Гончаров П.Л., 2009]. Один из таких межвидовых гибридов – сорт твердой пшеницы Stewart и его иммунный аналог Stewart 63 были использованы для получения тетраплоидных форм мягкой пшеницы без генома D, т. е. для выделения тетраплоидного компонента ВВАА мягкой пшеницы [Kerber E.R., 1964; Kaltsikes P.J. et al., 1968]. Заметим, что использование другой схемы дало только временный успех, и тетраплоидные формы мягкой пшеницы без генома D – tetraСаратовская 29 и tetraАврора в настоящее время из-за их низкой фертильности [Терновская Т.К., 1979] утеряны.

Далее остановимся на межвидовых гибридах возделываемых пшениц с видами ди- и тетраплоидных пшениц, до сих пор имеющими естественные ареалы. К таковым видам относятся *T. boeoticum*, *T. monosocum*, *T. araraticum*, *T. urartu* и *T. dicoccoides*, а также поддерживаемый только в генбанках *T. timopheevii*.

Виды с геномом A^b

T. boeoticum

Проведение гибридизации с дикой однозернянкой не было популярной темой исследований [Vardi A., 1973; Пшеницы..., 1976], т. е. селекционеры предпочитают использовать “продвинутый” в селекционном отношении материал. Например, возделываемый вид *T. monosocum*.

T. monosocum

Одними из первых гибридов мягкой пшеницы с культурной однозернянкой получили E. von Tschermak [1914] и Н.И. Вавилов [1913], *T. spelta* с *T. monosocum* – М.С. Melburn, W.P. Thompson [1927]. В результате были получены стерильные растения F₁ гибридов. Позже Э.В. Таврин [1963] и А.А. Филатенко [1968] также не очень преуспели, равно как Т.Т. The, Е.Р. Baker [1975] и J. Valkoun et al. [1986]. В то же время в экспериментах L. Blaringhem [1914] некоторые растения F₁ гибридов от скрещивания однозернянки из Алжира с *T. durum* и *T. polonicum* в последующих поколениях были фертильны. В экспериментах R.H. Biffen [1905] и K. Sax [1921] гибриды *T. monosocum* с *T. turgidum* были стерильны.

Виды с геномом A^a

T. araraticum

Дикорастущая двузернянка *T. araraticum* (2n = 28) трудно скрещивается с другими видами пшениц [Филатенко А.А., 1968]. Э.Ф. Мигушова, А.В. Конарев [1973, 1975] показали у нее наличие внутривидового полиморфизма по скрещиваемости. Для этого же вида показан материнский эффект, т. е. гибридные зерновки наиболее удачно завязываются при скрещивании, когда за материнскую форму берется *T. araraticum* [Филатенко А.А., 1968]. Гибриды F₁ между *T. araraticum* и культурными тетраплоидными пшеницами стерильны. Плодовитые гибриды не возникают и при

гибридизации между *T. araraticum* и диким тетраплоидным видом *T. dicoccoides* [Якубцинер М.М., 1932; Макушина Е.Н. 1938]. При свободном опылении вследствие открытого цветения таких стерильных гибридов получают единичные зерна [Филатенко А.А., 1969].

T. timopheevii

Цитоплазма этого вида при получении межвидовых гибридов вызывает ЦМС, поэтому его использование в качестве материнской формы не эффективно. F. Lilienfeld, H. Kihara [1934] при скрещивании твердой пшеницы и полбы с *T. timopheevii* наблюдали высокую завязываемость (95–100 %) и высокую всхожесть гибридных семян. В экспериментах А.А. Ерицяна [1942] всхожесть была 20 %, завязываемость – менее 50 %. Причем процент жизнеспособных гибридных растений у гибридов с *T. dicoccum* был выше, чем с *T. durum* [Ерицяна А.А., 1942].

Результаты работ по скрещиванию мягкой пшеницы с *T. timopheevii* приведены в обзоре Н. Manssuri [1970]. Кроме работы E. Schiemann, G. Staudt [1956], полученные в них результаты были незначительны. Позже ряду исследователей удалось интрогрессировать из этого вида в мягкую пшеницу эффективные гены устойчивости, в результате были созданы: в США – С.I.12632 и С.I.12633, в Австралии – Timvera, в Японии – Sabikei 12, в СССР – линии ИТ [Скурыгина Н.А., 1989] и т. д.

T. urartu

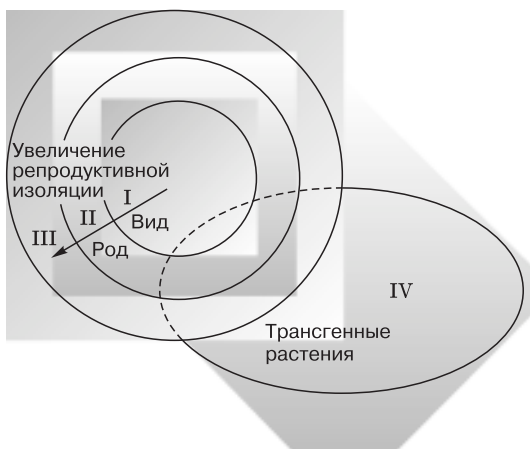
К настоящему времени никому из исследователей не удалось получить аллоплазматические линии пшениц с цитоплазмой *T. urartu*. К. Tsunewaki et al. [1999] считают, что использование *T. urartu* в качестве материнской формы неэффективно из-за невозможности преодолеть дисбаланс, вызываемый ее цитоплазмой.

Несмотря на то что в природе процессы естественной гибридизации в семействе злаков широко распространены (по данным J.W. Knoblok [1972], описано около 800 межродовых гибридов), экспериментаторы, работавшие с пшеницей, ее сородичами и родственными видами, более чем за столетие смогли достичь стабильного успеха только с использованием некоторых амфиплоидов [Sears E.R., 1956b] и культуры незрелых зародышей [Maan S. S., 1987]. Тем не менее не только реальная возможность расширения биоразнообразия возделываемых видов пшениц, мечты о создании новых “рукотворных” культур, в том числе и высокоурожайных амфиплоидов, но и проблемы горизонтального переноса генетического материала в трибе *Triticeae* делают этот вопрос злободневным, а его исследование актуальным.

3.2.1. Интрогрессия признаков, генов и их аллелей из родственных родов и видов-сородичей в возделываемые виды пшениц и их сравнительно-генетическое изучение

Эрозия генофонда возделываемых видов растений привела к тому, что в начале–середине XX в. в большинстве стран с высоким развитием сельскохозяйственного производства от сбора и сохранения зародышевой плазмы перешли к ее целенаправленному широкому вовлечению в селекционный процесс [Брежнев Д.Д., 1978]. При этом была поставлена задача –

Рис. 3.18. Генные пулы (I–IV) возделываемых растений (из: [Harlan J., De Wet, 1971], с изменениями Р. Gept, 2006, <http://www.plantsciences.ucdavis.edu>).



сделать доступным для селекционеров “...весь видовой, популяционный и сортовой генофонд необходимых возделываемых растений, созданный за восемь-десять тысячелетий природой и человечеством на пяти континентах” [Жуковский П.

М., 1956а, с. 9]. Второй серьезной проблемой при селекции большинства сельскохозяйственных культур является их крайне узкое генетическое разнообразие. Ее решение связывают с вовлечением генетического материала диких сородичей и родственных видов, т. е. преодоление эрозии генофонда за счет вторичного генофонда (рис. 3.18). Однако резкое сокращение естественных ареалов таких видов, а также сужение их полиморфизма вследствие поддержания в генбанках ограниченными, малыми по объему популяциями приводит не только в свою очередь к эрозии уже их генофонда, но и уменьшает потенциальную возможность расширения биоразнообразия возделываемых видов.

Виды-сородичи культурных растений обладают полиморфизмом по самым разным признакам. Основным интерес для исследователей представляет полиморфизм по тем из них, которые необходимо передать культурному виду. Это прежде всего скороспелость, устойчивость к воздействию факторами внешней среды, патогенам и вредителям [Gale M.D., Miller T.E., 1987; Knott D., 1987b; Maan S.S., 1987; McIntosh R.A. et al., 2008]. Однако не меньшее значение имеет выделение и изучение признаков, которые могут быть использованы как непосредственно для расширения генофонда возделываемых видов, так и в качестве генетических маркеров хозяйственно важных признаков при интрогрессивной гибридизации.

Виды рода *Aegilops* уже давно используются для передачи ряда признаков (прежде всего устойчивость к заболеваниям) в геном мягкой пшеницы [Sears E.R., 1961]. Однако их генетика изучена слабо. Описано мало случаев сцепления, за исключением ряда генов у донора генома D мягкой пшеницы *Ae. squarrosa* [Hart G.E. et al., 1993]. Только в последнее время ситуацию переломило использование микросателлитных локусов [Pestsova et al., 2000a]. Д. Костов [1937] отмечал, что бесчисленные попытки создания сортов посредством объединения положительных особенностей различных видов не дали даже сколько-нибудь удовлетворительных результатов. С тех пор ситуация кардинально не изменилась. Задача – не потерять этот неспецифический для пшеницы пул генов.

Для сохранения пула генов, интрогрессированных из вторичного и(или) третичного генофондов, очень важны не только разработка методов репродуктивного и поддержания его носителей, но и выработка стратегии сохранения такого материала, часто цитогенетически нестабильного на первых этапах получения и репродуктивного. Такие формы не имеют официального ботанического статуса и вследствие этого в любой момент могут быть утеряны, а поэтому требуется создание механизма их регистрации, сохранения и поддержания.

Межвидовая скрещиваемость диплоидных пшениц. Долгое время использование диплоидных пшениц было редко в интрогрессивной гибридизации в роде *Triticum* [Пшеница, 1979]. Это связано с наличием изоляционного механизма между диплоидными видами с геномами A^a и A^b и тетраплоидными пшеницами. Проявление изоляционного механизма обуславливает нескрещиваемость, гибридную стерильность и нежизнеспособность гибридных зародышей и растений. Проблема скрещиваемости – одна из трудных задач в межвидовой гибридизации пшениц. Не представляет большого труда скрещивание тетра- и гексаплоидных пшениц между собой, кроме таковых секции *Timopheevii* [Пшеницы..., 1976]. Возделывалось и возделывается значительное число сортов пшениц, созданных в результате проведения межвидовой гибридизации [Рабинович С.В., 1972; Ильина Л.Г., 1996]. Несмотря на трудности при получении гибридов гексаплоидных видов пшениц с диплоидными, последние привлекают исследователей своими ценными свойствами и возможностью существенного расширения за их счет биоразнообразия возделываемых видов.

Выраженность признака “скрещиваемость” – основа проведения отдаленной гибридизации у растений, которая становится одним из популярных методов создания селекционного материала.

Метод важен не только для получения отдаленных гибридов, но и в теоретическом плане для филогенетических исследований – определения родственных отношений между видами.

Усредненные числа гибридных зерновок на колос в скрещиваниях разных видов пшениц даны в табл. 3.10. Определение достоверности различий реципрокных межвидовых скрещиваний по завязываемости гибридных зерновок решалось с помощью таблиц “Доверительные пределы для отношения параметров двух распределений Пуассона” [Большев Л.Н., Смирнов Н.В., 1965]. При дифференцированном рассмотрении результатов скрещивания образцов *T. boeoticum* с другими видами получаем 2,81 гибридную зерновку на колос. Это за счет того, что все комбинации между образцами *T. boeoticum* с четырьмя другими видами *Triticum* были удачными. При скрещивании образцов *T. urartu* с изучаемыми видами *Triticum* высокое среднее число зерновок $t_1 = 4,71$ получено за счет отдельных успешных комбинаций. Наименее удачными были комбинации, когда за материнскую форму брались образцы *T. monococcum* и *T. aestivum*. При скрещивании *T. boeoticum* на *T. monococcum* и при обратном скрещивании гибридные зерновки, как правило, были выполнены и имели хорошо выраженный щиток. При скрещивании *T. urartu* с разными образцами по-

Таблица 3.10

Завязываемость гибридных зерновок в реципрокных скрещиваниях пяти видов пшениц
(по: [Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., 2000])

Условный номер вида	Комбинация скрещивания	Комбинация скрещивания	Число гибридных зерновок	Число колосьев	Среднее число зерновок на колос	Достоверность различий
1	<i>T. boeoticum</i> × <i>Triticum</i> species	2, 3, 4	59	21	$t_1 = 2,81$ $t_2 = 1,33$	$\tau_1 > \tau_2$ при $\alpha = 0,005$
2	<i>Triticum</i> species × <i>T. boeoticum</i>	2, 3, 4	12	9		
	<i>T. monococcum</i> × <i>Triticum</i> species	1, 3, 4, 5	6	15	$t_1 = 0,40$	$\tau_1 < \tau_2$ при $\alpha = 0,005$
	<i>Triticum</i> species × <i>T. monococcum</i>	1, 3, 4, 5	60	17	$t_2 = 3,53$	
3	<i>T. urartu</i> × <i>Triticum</i> species	1, 2, 4	33	7	$t_1 = 4,71$	$\tau_1 > \tau_2$ при $\alpha = 0,005$
	<i>Triticum</i> species × <i>T. urartu</i>	1, 2, 4, 5	33	22	$t_2 = 1,50$	
4	<i>T. aestivum</i> × <i>Triticum</i> species	1, 2, 3	2	8	$t_1 = 0,25$	$\tau_1 < \tau_2$ при $\alpha = 0,005$
	<i>Triticum</i> species × <i>T. aestivum</i>	1, 2, 3	16	7	$t_2 = 2,29$	
5	<i>T. dicoccum</i> × <i>Triticum</i> species	2, 3	21	5	$t_1 = 4,20$	$\tau_1 > \tau_2$ при $\alpha = 0,005$
	<i>Triticum</i> species × <i>T. dicoccum</i>	2	0	1	$t_2 = 0$	

Примечание. α – уровень значимости.

лучали часть зерновок без зародыша, щуплыми, морщинистыми. Одни из них не прорастали, другие гибли на стадии проростков, третьи – при посадке в субстрат, у некоторых эндосперм не был выполнен, что тоже часто вело к их гибели. Подобную картину наблюдали В.Л. Jonson, Н.С. Dhalival [1976]. В их экспериментах, если в комбинации скрещивания *T. boeoticum* на *T. urartu* за материнскую форму брался вид *T. urartu*, то гибридные зерновки получались щуплые, с недоразвитыми эндоспермом и щитком. При реципрокном скрещивании результаты были более удачны. Большинство исследователей считает, что успех скрещиваемости во многом зависит от степени развития гибридного эндосперма, который не обеспечивает нормального прорастания зародыша и большая их часть гибнет на самых ранних стадиях онтогенеза.

На основании результатов экспериментов можно сделать вывод, что для успешного проведения интрогрессивной гибридизации в роде *Triticum* в объеме изученных комбинаций скрещивания наиболее эффективно использовать в качестве материнской формы диплоидный вид *T. boeoticum*, несмотря на то что он обладает геномом A^b .

Ранее было показано, что если взять за материнскую форму мягкую пшеницу, то завязываемость ниже, однако всхожесть полученных гибри-

ных зерновок выше [Таврин Э.В., 1989]. При скрещивании диплоидных пшениц с мягкой удача оплодотворения выше, в то время как всхожесть зерновок F_1 гибридов ниже. Различия обуславливаются тем, что материнское растение участвует в образовании эндосперма двумя ядрами, а отцовское – только одним [Sax K., 1921]. Замечено также, что признак “скрещиваемость” зависит и от того, какими геномами обладают скрещиваемые виды. Так, при скрещивании *T. boeoticum* (геном A^bA^b) на *T. monosocum* (геном A^bA^b) завязываемость значительно выше, чем при скрещивании *T. boeoticum* (геном A^bA^b) на *T. urartu* (геном A^uA^u).

В образовании полиплоидных пшениц участвовали пять геномов A^u , A^b , S, G и D, донорами которых предположительно являются: *T. urartu* – геном A^uA^u , *T. boeoticum* – геном A^bA^b , *Ae. speltooides* – геномы SS и GG и *Ae. squarrosa* (син. *Ae. tauschii*) – геном DD. Все перечисленные виды в той или иной степени использовались и используются в интрогрессивной гибридизации для улучшения хозяйственно важных признаков возделываемых пшениц. Однако родственные виды, как правило, не могут быть непосредственно использованы в виде доноров в синтетической селекции, и передача интересующих исследователя признаков возможна только посредством интрогрессивной гибридизации через беккроссы [Зарубайло Т.Я., 1976].

На сегодняшний день интрогрессивная гибридизация – более простой и надежный путь использования биоразнообразия сородичей как доноров признаков, отсутствующих или слабо выраженных у возделываемых видов. Первый этап такой работы – изучение изменчивости признака “скрещиваемость”. Выбор форм с хорошей межвидовой скрещиваемостью позволит существенно повысить эффективность использования интрогрессивной гибридизации в роде *Triticum*.

У потомков межвидовых гибридов большинством исследователей показана цитологическая нестабильность [Левитский Г.А., 1978; и др.]. По мнению Г.А. Левитского, Г.К. Бенецкой [1931], нарушение механизма мейоза представляет, по-видимому, если не общее, то довольно распространенное явление этого типа. Цитологическая нестабильность может долго сохраняться и у коммерческих сортов пшеницы, полученных в результате межвидовой гибридизации. R.M. Löve [1951] предложил для оценки нестабильности пользоваться “мейотическим индексом”. По его мнению, если индекс сорта 90 % и выше, можно полагать, что он будет цитологически стабильным. В противном случае процент нарушений в последующих поколениях не снижается и мейоз не стабилизируется. В то же время формы пшеницы, производные пентаплоидных гибридов с цитологическими нарушениями, имеют определенное значение, так как позволяют получить интересные генные комбинации за счет хромосомных перестроек [Löve R.M., 1940]. К таким он относил сорта мягкой пшеницы Норе, Marquillo и RL 729, содержащие высокий процент аберрантных растений. Он также считал, что эти сорта следовало бы советовать в качестве родителей для разрушения связей между желательными и нежелательными генами. Кроме того, у данных сортов растений выше, чем у нормаль-

ных растений, способность к естественной межсортовой гибридизации, вероятно, за счет открытого цветения [Löve R.M., 1940], являющегося результатом их мейотической нестабильности. Действительно, данные сорта очень интенсивно использовались в селекционных программах США как доноры полученного от полбы гена *Lr14a*, контролирующего устойчивость к ржавчине. Известен случай спонтанной транслокации при создании замещенной линии Chinese Spring/Норе 7В [Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 1994] с использованием все того же сорта Норе.

Наследование опушения под колосом и типа развития у интрогрессивных линий. Наиболее часто встречаемые признаки при интрогрессии генетического материала из ржи – опушение под колосом *Hr* (см. рис. 3.12) и устойчивость к листовой ржавчине *Lr*. Опушение под колосом не характерный признак для пшениц. Он описан только у линий с интрогрессией генетического материала ржи. Первой работой по изучению признака была работа С.Ж. Driscoll, Е.Р. Sears [1965], в которой показана интрогрессия гена *Hr* ржи в хромосому 4В* мягкой пшеницы. В настоящее время также показана интрогрессия этого гена в хромосомы 5А и 6В [McIntosh R.A. et al., 2008]. У твердой пшеницы интрогрессия гена *Hr* была описана нами. Результаты изучения наследования признака у такой линии даны в табл. 3.11.

Отсутствие расщепления в предпоследней комбинации скрещивания может говорить о включении значительных размерах транслокации ржаной хромосомы 5R при создании линии $\{(F_5 \text{ Саратовская } 29 \times \text{ Саратовская } 46) \times \text{ рожь Памирская}\} \times \text{Aliende}$. В последующем линия беккроссировалась нами на озимую полбу Black Winter Emmer для создания изогенной линии с опушенной колосоножкой.

У созданных А.Ф. Стельмахом линий *V6* и *V7* с доминантными генами *Vrn6^{Sc}* и *Vrn7^{Sc}* гены, контролирующие опушение под колосом, аллельны (см. табл. 3.11), в то время как гены, контролирующие тип развития, не-

Таблица 3.11

Наследование опушения под колосом у линий мягкой и твердой пшениц с интрогрессией генетического материала ржи (по: [Гончаров Н.П., 2002])

Комбинация скрещивания	Получено в F ₂ гибридов		χ^2	
	опушенных	без опушения	3:1	15:1
<i>V7</i> × <i>V6</i> *	52	0	–	–
Black Winter Emmer × F ₅ {[(Саратовская 29 × Харьковская 46) × рожь Памирская] × Aliende}	82	34	1,15	105,28
(F ₅ {[(Саратовская 29 × Харьковская 46) × рожь Памирская] × Aliende}) × Саратовская 29 5А/5R Онохойская**	71	0	–	–

* – линии *V7* и *V6* созданы А.Ф. Stelmakh, V.I. Avsenin [1996].

** – линия Саратовская 29 5А/5R Онохойская создана А.И. Щаповой, Л.А. Кравцовой [1990].

Таблица 3.12

Определение аллельности генов *Vrn6^{Sc}* и *Vrn7^{Sc}* генам *Vrn1...Vrn4*

Линия	Получено яровых озимых в F ₂ гибридов с				
	озимым сортом	Triple Dirk D (<i>Vrn1</i>)	Triple Dirk B (<i>Vrn2</i>)	Triple Dirk E (<i>Vrn3</i>)	Triple Dirk F (<i>Vrn4</i>)
V6	59:10	123:14	128:12	120:6	49:6
V7	43:61*	53:3	100:7	191:16	56:11**

* и ** – недостоверно для 3:1 и 15:1 при $P_{0,05} = 3,84$.

Таблица 3.13

Идентификация доминантного гена *Vrn* у тетраплоидной пшеницы с доминантным геном от ржи

Сорт, образец	Получено в F ₂ гибридов с			Генотип (гаплоидный)
	BWE	BS1E	BS2E	
F ₅ [(C. 29 × X. 46) × рожь Памирская] × Aliende	76:6	101:6	139:0	<i>Vrn2VrnR</i>

C. 29 – Саратовская 29; X. 46 – Харьковская 46.

аллельны. Гены *Vrn6^{Sc}* и *Vrn7^{Sc}* также неаллельны доминантным генам *Vrn1...Vrn4*, ранее описанным у мягкой пшеницы (табл. 3.12).

Результаты изучения наследования ярового типа развития у тетраплоидной линии {(F₅ Саратовская 29 × Харьковская 46) × рожь Памирская} × Aliende} представлены в табл. 3.13. У данного образца показан дигенный контроль признака. Видим, что интрогрессированный ген также неаллелен доминантному гену *Vrn1*.

Таким образом, и диплоидные виды *Ae. squarrosa* и *Ae. speltoides* (см. разделы 2.5.3 и 2.5.4), и линии с интрогрессией генетического материала ржи имеют доминантные гены *Vrn*, которые могут быть использованы для расширения полиморфизма возделываемых видов пшениц.

Сохранение и поддержание линий с интрогрессиями. В кариотипах ряда сортов мягкой пшеницы с генетическим материалом ржи вместо типичных для мягкой пшеницы двух пар хромосом со спутниками была обнаружена только одна пара. Цитогенетическими методами показано, что это вызвано либо замещением хромосомы 1В пшеницы хромосомой 1R ржи, либо транслокацией между этими хромосомами [Zeller F.J., Fischbeck G., 1971]. Обнаружено, что при транслокации именно короткое плечо хромосомы 1В пшеницы замещается коротким плечом хромосомы 1R ржи [Mettin D. et al., 1978].

Интрогрессия материала ржи в геном пшеницы по хромосоме 1В изучалась довольно интенсивно с самых разных точек зрения [Рыбалка А.И., 1975; Zeller F.J., Fuchs E., 1983; Heslop-Harrison J.S. et al., 1990; Gupta R.B., Shepherd K.W., 1992; Schlegel R., Meinel A., 1994] и была обнаружена у значительного по объему материала [Rabinovich S.V., 1998].

А.И. Рыбалка [1975] при анализе таких сортов выявил у них наличие запасных белков ржи – секалинов, которые наследуются блоком в виде триплета ω234. Полиморфизм по глюкозофосфатизомеразе (GPI) вначале был выявлен у линий сорта Holdfast с замещением хромосомы 1В как на хромосому 1R сорта ржи King II, так и на хромосому 1R образца сорно-полевой ржи *S. montanum* Guss. [Chojecki A.J.S., Gale M.D., 1982]. Позже он был обнаружен и у линий, имеющих транслокацию 1RS-1BL [Hartmann H.S. et al., 1994].

Вопрос сохранения и поддержания в коллекциях линий с интрогрессиями никем специально не изучался. Хотя и было известно о потере устойчивости к мучнистой росе у части материала [Лебедева Т.В., личное сообщение]. Результаты нашего изучения образцов с ржано-пшеничным замещением или транслокацией из коллекции ВИР представлены в табл. 3.14. У линий изучалось наличие–отсутствие секалина *Gli-R1*, вариантов глюкозофосфатизомеразы *Gpi-R1* или *Gpi-B1* и наличие–отсутствие ядрышкового организатора. У части изученных образцов в процессе репродуцирования на метровых делянках маркеры, характеризующие наличие материала ржи, не обнаружены. На основании этого необходимо сделать вывод о необходимости репродуцирования такого материала только при строгой изоляции. В противном случае он может быть утерян. Более того, если идет переопыление с обычными образцами мягкой пшеницы, то оно с большей вероятностью может идти и между образцами с замещениями и транслокациями. А поскольку большинство из них принадлежит к разновидности *lutescens*, то апробационный контроль такого материала затруднен.

Результаты, представленные в табл. 3.14, говорят о необходимости поддержания данных образцов при строгой изоляции даже в объемах метровых делянок. В противном случае вероятность потерять материал с этой интрогрессией велика, так как только две трети изученных образцов ее сохранили.

Генетическое картирование короткого плеча хромосомы 1В сорта мягкой пшеницы Salmon. Генетическая карта короткого плеча хромосомы 1В включает в себя четыре гена [Snape J.W. et al., 1985], в том числе интрогрессированный из *T. timopheevii* локус *Rf3*, восстановитель фертильности у мужскостерильных линий с цитоплазмой этого вида (рис. 3.19). Карта хромосомы 1R ржи представлена на рис. 3.19, А [Lawrence G.J., Appels R., 1986]. В этих работах ген *Gpi-R1* был локализован в коротком плече, но не был картирован, точное место транслокации 1RS-1BL не определено, и транслоцированная хромосома не картирована. Кроме того, неизвестно, будет ли совпадать порядок генов в ржаной хромосоме и в ее части, транслоцированной в геном мягкой пшеницы. Нашей целью в данном эксперименте было картировать короткое плечо хромосомы 1В сорта мягкой пшеницы Salmon, имеющего транслокацию сегмента короткого плеча хромосомы 1R ржи. Секалины и глютенины определяли, соответственно, по С.Е. Пельтек и др. [1986] и U.K. Laemmli [1970].

У сорта Salmon наличие генетического материала ржи вместо короткого плеча хромосомы 1В вызывало, как это и было описано ранее, “ано-

Таблица 3.14

**Определение генотипов сортов из коллекции ВИР,
имеющих транслокацию либо замещение, включающее хромосому 1В**

Сорт	№ по каталогу ВИР	Включенный генетический материал ржи		
		<i>Gpi-1</i>	<i>Gli-1</i>	<i>Nor-1*</i>
Amigo	Оригинал	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	
Neuzuchtung	к-26144	То же	То же	
Riebesel 47/51	к-49821	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-B1</i>	
Zorba (syn. W 565)		<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	
Weique	к-45699	<i>Gpi-B1</i>	<i>Gli-B1</i>	
Предгорная 2	к-45880	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	
Mildress	к-49820	Гетерог	<i>Gli-B1</i>	
Saladin	к-49828	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	
Winetou	к-49831	<i>Gpi-B1</i>	<i>Gli-B1</i>	
Clement	к-49866	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	<i>Nor-R1</i>
Celeco 97	к-50593	То же	То же	То же
Lovrin 13	к-51671	Гетерог	Гетерог	
Burgas 2	к-53540	То же	То же	
Ricardo	к-53469	<i>Gpi-B1</i>	Гетерог	Гетерог
Lovrin 10	к-54074	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	
Linus	к-54832	То же	<i>Gli-R1</i>	<i>Nor-R1</i>
Weihenstephan	к-55350	»	<i>Gli-R1</i>	
Disponent	к-57009	»	<i>Gli-R1</i>	
То же	к-57217	»	Гетерог	<i>Nor-R1</i>
Amika	к-56374	гетерог	Гетерог	
Stuart	к-57225	<i>Gpi-B1</i>	Гетерог	
Stetson	к-59531	<i>Gpi-B1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Nor-R1</i>
Ambassador	к-59533	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	<i>Nor-R1</i>
Hammer	к-59534	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	<i>Nor-R1</i>
Sleiper	к-59748	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	
Corinthian	к-59657	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	<i>Nor-R1</i>
Weihenstephan 1007/53		Гетерог	Гетерог	
Salzmunder Bartweizen		<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-B1</i>	
Orlando		<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	
Weique (translocation)	Оригинал	<i>Gpi-B1?</i>	<i>Gli-R1</i>	<i>Nor-B1</i>
Weique (substitution)	То же	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	
Riebesel 51		<i>Gpi-B1</i>	Гетерог	
Salmon	Оригинал	<i>Gpi-R1</i>	<i>Gli-R1</i>	<i>Nor-R1</i>
Yugoslavia	к-56313		<i>Gli-R1</i>	

Примечание. R1 – ржаная хромосома или сегмент, B1 – пшеничный; гетерог – оба варианта *Gpi-1* – *Gpi-R1* и *Gpi-B1*; * – доминантный ген *Nor-1* определяли только у части сортов.

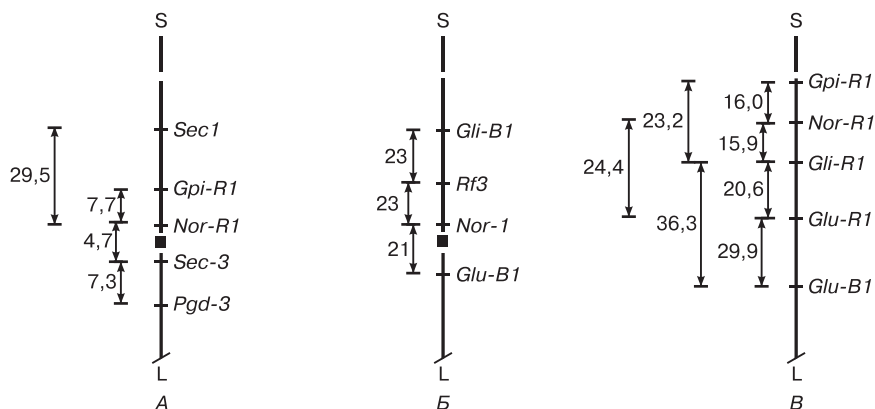


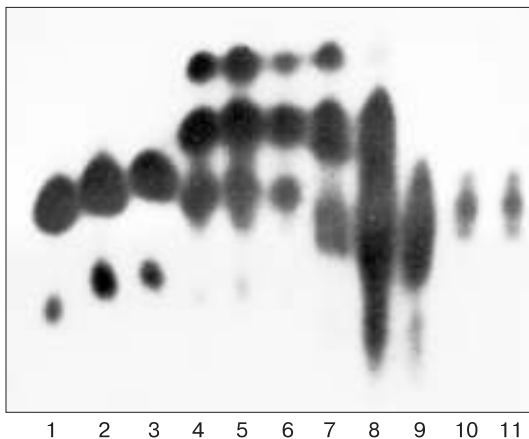
Рис. 3.19. Генетические карты хромосом 1R ржи и 1B мягкой пшеницы:

А – ржи, по G.J. Lawrence, R. Apples [1986]; Б – мягкой пшеницы, по J. Snape et al. [1985]; В – мягкой пшеницы сорта Salmon (из: [Гончаров Н.П. и др., 1997]).

мальный” для мягкой пшеницы спектр GPI-B1 [Chojecki A.J.S., Gale M. D., 1982; Hartmann H.S. et al., 1994; Hsam S.K. et al., 1995] (рис. 3.20), наличие секалина GLI-R1 [Рыбалка А.И., 1975] (рис. 3.21) и инактивацию ядрышкового организатора NOR-R1 [Zeller F.J., 1973] (рис. 3.22). Видим также, что рожь обладает внутрисортным полиморфизмом по GPI-1 (см. рис. 1.52, дорожки 2–5), в том числе она имеет вариант GPI-1, идентичный по подвижности GPI-варианту, контролируемому, по нашим данным, у мягкой пшеницы геном *Gpi-D1* (см. рис. 1.52, дорожка 4). При этом все изученные нами сорта, замещенные и дополненные линии мягкой пшеницы с генетическим материалом ржи по хромосоме 1R, имеют именно этот вариант GPI [Goncharov N.P. et al., 1998]. Поэтому независимо от того, произошло у них замещение 1R (1B), или имела место транслокация 1RS-1BL, у всех наблюдается смещенный в сторону более “быстрой” зоны спектр GPI. Он легко идентифицируется по отсутствию β варианта (см. рис. 3.20, дорожка 9), который контролируется у мягкой пшеницы геном, расположенным в хромосоме 1B (см. рис. 3.20, дорожка 10–11).

Рис. 3.20. Зимограмма GPI-1 в листьях мягкой пшеницы:

1–3 – рожь Онохойская; 4 – замещенная линия Саратовская 29/рожь Онохойская 1R/1D; 5, 6 – *Triticale*; 7 – Japhet; 8 – F₁ Japhet $\times$ Salmon; 9 – Salmon; 10 – нулли1B Саратовская 29; 11 – дитело1BL Саратовская 29.



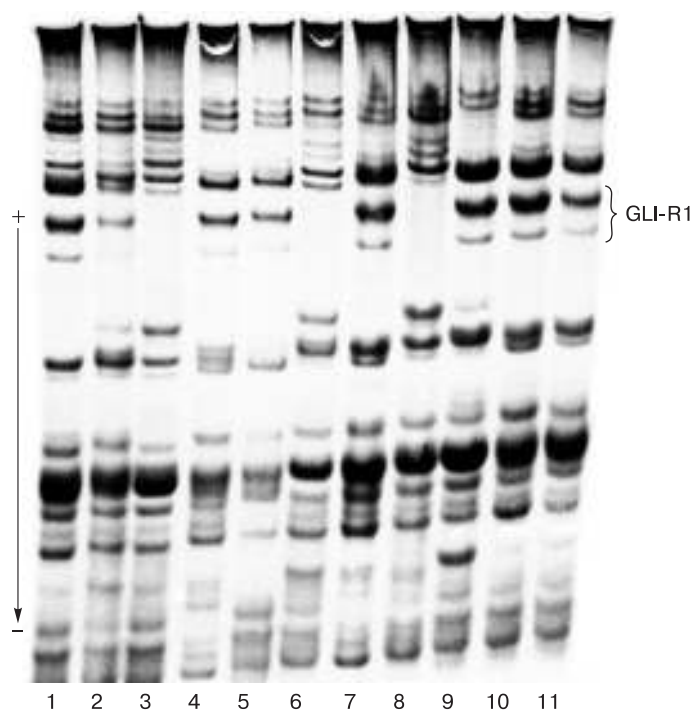


Рис. 3.21. Электрофореграмма глиадина пшеницы сортов Japhet (дорожка 3), Salmon (дорожка 4) и их F_2 гибридов (дорожки 1, 2, 5–11).

Идентификация глютеинов, контролируемых генами, расположенными на хромосоме 1В, выполнена с использованием дителосомных по коротким плечам хромосом 1-й гомеологической группы линий сорта Chinese Spring и нуллисомной по хромосоме 1D линии сорта Саратовская 29, со-



Рис. 3.22. Метафазная пластинка растения F_2 гибрида Japhet $\times$ Salmon с одной парой спутничных хромосом (6В), указанных стрелками.

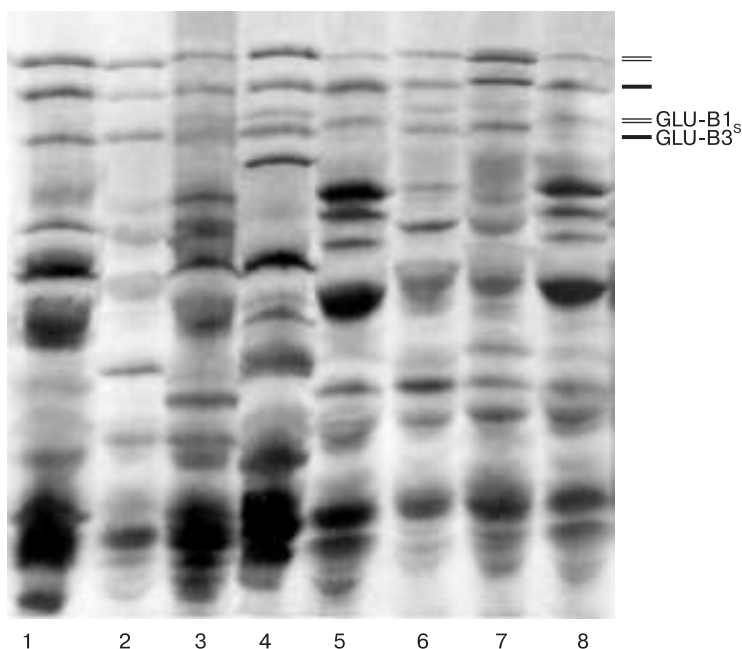


Рис. 3.23. Электрофореграмма глютеина пшениц сортов Salmon, Japhet и анеуплоидных линий по 1-й гомеологической группе:

1 – нулли1D Саратовская 29; 2 – дитело1AS Chinese Spring; 3 – Chinese Spring; 4 – Japhet; 5, 8 – Salmon; 6 – дитело1BS Chinese Spring; 7 – Скороспелка 35.

гласно данным, приведенным в каталоге P.I. Payne, G.J. Lawrence [1983] и в публикациях R.B. Gupta, K.W. Shepherd [1992] и R.M.D. Koeber, K.W. Shepherd [1985]. На рис. 3.23 приведены электрофоретические спектры глютеинов сортов Salmon, Japhet и анеуплоидных линий по хромосомам 1-й гомеологической группы. Видим, что один из компонентов электрофоретического спектра может быть соотнесен с таковым, контролируемым генами длинного плеча хромосомы 1B (на рис. 3.23 он обозначен как GLU-B1), другой, обнаруженный в спектре сорта Salmon, нами не соотнесен (его генетический контроль неясен) и поэтому обозначен GLU-B3^S (см. рис. 3.23), где индекс S – Salmon.

Результаты расщепления по шести локусам в потомстве F₂ гибридов между сортами Japhet и Salmon представлены в табл. 3.15. Обозначение гена *Lr* сорта Salmon не приводится в сводке R.A. McIntosh et al. [2008–2011], поэтому мы использовали для его обозначения символ *LrS*, где S – Salmon. Расщепление по GPI-1 (см. рис. 3.20), секалину GLI-R1 (см. рис. 3.21), глютеину пшеницы GLU-B1 (см. рис. 3.23) и устойчивости проростков к листовой ржавчине соответствовало моногенному. Некоторое отклонение от теоретически ожидаемого 3 к 1 наблюдалось по наличию–отсутствию глютеина GLU-B3^S ($\chi^2 = 4,21$).

Расщепление не во всех изученных парах признаков соответствует независимому (см. табл. 3.15). Показано наличие сцепления между генами

Таблица 3.15

Расщепление по шести локусам в F₂ гибридов Japhet × Salmon

Ген А	Ген В	Число потомков с фенотипами ¹									χ^2 для независимого наследования	Частота рекомбинации и ошибка, %
		A/B	A/h	A/b	h/B	h/h	h/b	a/B	a/h	a/b		
<i>Gli-R1</i>	<i>Gpi-R1</i>	22	38	6				2	9	12	20,59***	23,19 ± 5,01
<i>LrS</i>	<i>Gpi-R1</i>	19	32	9				5	15	9	4,00	39,26 ± 6,23
<i>Gpi-R1</i>	<i>Nor-R1</i>	10	4	0	2	19	1	1	6	8	37,52***	16,01 ± 4,02
<i>Glu-B1</i>	<i>Gpi-R1</i>	16	31	12				4	13	6	0,94	44,12 ± 6,68
<i>Glu-B3^S</i>	<i>Gpi-R1</i>	20	38	11				3	5	5	3,55	36,34 ± 6,33
<i>Gli-R1</i>	<i>LrS</i>	45		20				14		9	0,54	44,72 ± 7,51
<i>Gli-R1</i>	<i>Nor-R1</i>	11	23	0				1	6	9	23,92***	15,92 ± 5,57
<i>Gli-R1</i>	<i>Glu-B1</i>	52		15				14		11	4,19*	36,34 ± 6,55
<i>Gli-R1</i>	<i>Glu-B3^S</i>	64		4				12		12	24,03***	20,57 ± 4,83
<i>LrS</i>	<i>Nor-R1</i>	8	18	4				5	11	5	0,93	46,92 ± 8,55
<i>LrS</i>	<i>Glu-B1</i>	39		15				20		8	0,01	48,63 ± 8,16
<i>LrS</i>	<i>Glu-B3^S</i>	49		7				20		6	1,49	43,32 ± 7,65
<i>Glu-B1</i>	<i>Nor-R1</i>	10	23	4				2	5	5	3,46	30,90 ± 7,69
<i>Glu-B3^S</i>	<i>Nor-R1</i>	11	26	3				2	3	5	10,89**	24,43 ± 6,85
<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-B3^S</i>	57		6				16		10	10,45**	29,91 ± 5,99

A, a – ген А; B, b – ген В; h – гетерозиготы; *** – $P > 0,999$; ** – $P > 0,99$; * – $P > 0,95$.

Gpi-R1 и *Nor-R1*, *Gpi-R1* и *Gli-R1*, *Nor-R1* и *Gli-R1*, *Nor-R1* и *Glu-B3^S*, *Gli-R1* и *Glu-B3^S*, *Gli-R1* и *Glu-B1*, *Glu-B3^S* и *Glu-B1* (рис. 3.19, В).

С помощью дифференциальной окраски было показано, что при введении в геном мягкой пшеницы чужеродных хромосом, имеющих сателлиты, эти хромосомы морфологически изменяются, и сателлит ржаной хромосомы 1R в такой ситуации не виден [Lacadena J.R. et al., 1984]. В спонтанных пшенично-ржаных, дополненных линиях и линиях с транслокацией 1RS-1BL, равно как у гекса- и октоплоидных тритикале, также происходит инактивация спутничной сферы [Bhattacharyya N.K. et al., 1961; Gupta P.K., 1970; Tarkowski C., Stefanowska G., 1972]. Авторы этих работ предполагают, что это происходит в результате сближения спутничной области и короткого плеча хромосомы 1R. Поэтому постулируется отсутствие активности генов, расположенных в спутнике, в том числе гена *Gpi-R1* (см. обзор G. Meltz et al. [1992]). Однако, как видно из данных, представленных на рис. 3.20 (дорожка 9), аномальный спектр по GPI-1 сортов с транслокацией 1RS-1BL обусловлен отсутствием “медленного” варианта, контролируемого хромосомой 1B. Структурный же ген *Gpi-R1* ржи детерминирует более “быстрый” вариант GPI, что и приводит к смещению спектра, т. е. ген *Gpi-R1* активен, однако изоформы, контролируемые хромосомами 1R ржи и 1B пшеницы, не совпадают.

Обнаружено независимое наследование гена *LrS*, контролирующего проростковую устойчивость к листовой ржавчине, с генами *Gpi-R1*, *Gli-R1* и *Nor-R1* (см. табл. 3.15). Вероятно, сорт Salmon имеет иной, чем *Lr26*, ген устойчивости, так как ген *Lr26* должен располагаться в сегменте 1RS ржи и быть сцепленным с изучаемыми в настоящей работе генами. Возможно, ген *LrS* вообще расположен в другой хромосоме, хотя, по аналогии с результатами изучения других сортов, имеющих пшенично-ржаную транслокацию 1RS-1BL, можно было бы предположить, что Salmon наряду с геном *Yr9* [Metten D. et al., 1978] несет также и ген *Lr26*. (В сводке F.J. Zeller [1973] указывается, что гены устойчивости ко всем видам ржавчины и мучнистой росе в материале с ржано-пшеничным замещением расположены в коротком плече хромосомы 1R.) Однако неизвестно, существует ли у этих сортов блок узкоспециализированных генов, детерминирующих устойчивость к отдельным патогенам, или контроль осуществляется одним общим геном устойчивости. Эта неясность вызвана тем, что исследования по изучению устойчивости в основном были проведены в системе моносомного анализа, т. е. использованный метод позволял сделать заключение только относительно влияния на признак целой хромосомы или ее плеча [Родионова Н.М., 1977; Жиров Е.Г., Бессараб К.С., 1982]. Ген *LrS* не соответствует также и гену *Lr33*, локализованному в длинном плече хромосомы 1B [Dyck P.L. et al., 1987], так как в этом случае он должен быть сцеплен с *Glu-B1*. Ген *LrS* также не сцеплен и с геном *w*, контролирующим безвосковость (значение χ^2 для независимого наследования равно 2,34). Таким образом, в геноме сорта Salmon, вероятно, присутствует не менее трех сегментов генетического материала ржи – короткое плечо хромосомы 1R или его часть, транслокация в хромосоме 2B, включающая ген *w* [Tsunewaki K., 1966a], и сегмент с геном *LrS*.

Расстояние между генами *Gpi-R1* и *Gli-R1* равно $23,19 \pm 5,01$ % рекомбинации. Это близко оценке (34 % рекомбинации), полученной при картировании этой же пары генов *Gpi-1D* и *Gli-1D*, относящихся к хромосоме 1D, в комбинации скрещивания сорта Koga II с моносомной по хромосоме 2B линии сорта Chinese Spring [Chojewski A.J.S. et al., 1983].

Использование каталога спектров глютеинов мягкой пшеницы, составленного P.I. Payne, G.J. Lawrence [1983], и результатов B.R. Gupta, K.W. Shepherd [1992] позволило соотнести подвижности этих белков с их возможным контролем генами тех или иных хромосом. Исследуемый нами ген *Glu-B1* расположен в длинном плече хромосомы 1B. Показана связь между генами *Glu-B1* и *Gli-R1*: расстояние равно $36,34 \pm 6,55$ % рекомбинации. Это близко к оценке, полученной G. Galili, M. Feldman [1984b]. Наиболее вероятный порядок генов: *Gpi-R1*, *Nor-R1*, *Gli-R1*, *Glu-B3^S*, *Glu-B1*. Расстояния между генами *Gpi-R1* и *Nor-R1*, *Gpi-R1* и *Gli-R1*, *Nor-R1* и *Gli-R1*, *Nor-R1* и *Glu-B3^S*, *Gli-R1* и *Glu-B3^S*, *Gli-R1* и *Glu-B1*, *Glu-B3^S* и *Glu-B1* равны $16,01 \pm 4,02$ %, $23,19 \pm 5,01$, $15,92 \pm 5,57$, $24,43 \pm 6,85$, $20,57 \pm 4,83$, $29,91 \pm 5,99$, $36,34 \pm 6,55$ % кроссинговера соответственно. Высокие значения рекомбинации между генами ржи, в отличие от описан-

ных ранее R.M.D. Koebner, K.W. Shepherd [1985] для материала с замещением 1RS-1DL и 1RL-1DS, а также A.L. Rayburn, D.W. Mornhinweg [1988] для материала с транслокацией 1RS-1BL, вероятно, обусловлены тем, что сорт Salmon получен по иной схеме [Tsunewaki K., 1964b], и у него, согласно данным F. Zeller [1973], в транслокацию включен “маленький” сегмент хромосомы 1R и большой сегмент хромосомы 1B. Это приводит к нормальному протеканию мейоза и более тесной конъюгации транслоцированных сегментов или сегмента хромосомы сорта Salmon с “нормальной” хромосомой мягкой пшеницы. Кроме того, в нашей работе был иной спектр изучаемых признаков. Для окончательного решения этого вопроса требуются дополнительные эксперименты с использованием современных методов цитогенетического и молекулярно-биологического анализов. В настоящее время мы можем только заметить, что генетический материал ржи, имеющийся у сорта Salmon, рекомбинирует с таковым мягкой пшеницы сорта Japhet. Было интересно определить, чья центромера – пшеницы или ржи – имеется в хромосоме 1B сорта Salmon. К сожалению, выполненный по нашей просьбе В. Friebe анализ не позволил ответить на данный вопрос однозначно. Скорее всего, у этого сорта центромера хромосомы 1B от пшеницы (В. Friebe, р.с.).

В табл. 3.16 представлены результаты эффективных интрогрессий, выполненных с использованием диких видов-сородичей за последние 20 лет. Видно, что их число мизерно. Причем и по другим культурам, таким как рис или кукуруза, оно еще менее значительно (см. табл. 3.16). Общее число интрогрессий эффективных генов устойчивости в мягкую пшеницу представлено на рис. 3.24 и в табл. 3.17.

Незначительное число успешных интрогрессий обусловило постановку проблемы доноров и смещение акцентов в селекционной практике. Если раньше использовали гибридизацию внутри местного материала либо гибридизацию местного материала с лучшими мировыми коммерческими сортами, то в настоящее время необходим поиск и целенаправленная разра-

Таблица 3.16

**Число успешного использования диких сородичей
трех основных возделываемых культур за последние 20 лет
для интрогрессии в них полезных признаков (R. Hajar, T. Hodgkin [2007])**

Культура	Признак					Всего
	Устойчивость к болезням и вредителям	Устойчивость к абиотическим стрессам	Урожай- ность	Качество	Мужская стериль- ность	
Пшеница	+++++	—	+	+	—	9
Рис	+++++	+++	+	—	+	12
Кукуруза	+	—	—	—	—	2

Примечание. Плюс указывает на число диких сородичей, из которых были переданы полезные признаки.

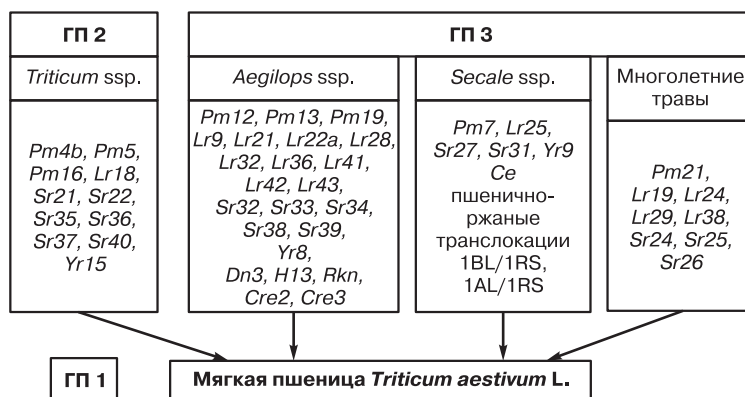


Рис. 3.24. Гены, интрогрессированные в мягкую пшеницу *T. aestivum* (по данным, представленным в “Каталоге...” [McIntosh R.A. et al., 2008–2011] и обзоре S.V. Rabinovich [1998]); ГП – пул генов: 1 – первичный, 2 – вторичный, 3 – третичный (см. рис. 3.18).

Таблица 3.17

Важнейшие гены, интрогрессированные в мягкую пшеницу из видов-сородичей [Hoisington et al., 1999]

Признак	Ген	Источник
Устойчивость к болезням		
Листовая ржавчина	<i>Lr9</i>	<i>Aegilops umbellulata</i>
То же	<i>Lr18</i>	<i>Triticum timopheevii</i>
»	<i>Lr19</i>	<i>Thinopyrum</i>
»	<i>Lr23</i>	<i>T. turgidum</i>
»	<i>Lr24</i>	<i>Agropyron elongatum</i>
»	<i>Lr25</i>	<i>Secale cereale</i>
»	<i>Lr29</i>	<i>Ag. elongatum</i>
»	<i>Lr32</i>	<i>Ae. squarrosa</i>
Стеблевая ржавчина	<i>Sr2</i>	<i>T. turgidum</i>
То же	<i>Sr22</i>	<i>T. monococcum</i>
»	<i>Sr36</i>	<i>T. timopheevii</i>
Желтая ржавчина	<i>Yr15</i>	<i>T. dicoccoides</i>
Мучнистая роса	<i>Pm12</i>	<i>Ae. speltoides</i>
То же	<i>Pm21</i>	<i>Haynaldia villosa</i>
»	<i>Pm25</i>	<i>T. monococcum</i>
Вирус штриховой мозаики пшеницы	<i>Wsm1</i>	<i>Ag. elongatum</i>
Головня	Quantitative trait loci	<i>T. turgidum</i>
Устойчивость к вредителям:		
Гессенская муха	<i>H21</i>	<i>S. cereale</i>
То же	<i>H23, H24</i>	<i>Ae. squarrosa</i>
»	<i>H27</i>	<i>Ae. ventricosa</i>
Нематода	<i>Cre3 (Ccn-D1)</i>	<i>Ae. squarrosa</i>
Признаки качества		
Содержание белка	Quantitative trait loci	<i>T. turgidum</i>
Высокое содержание белка		<i>T. dicoccoides</i>
Низкомолекулярные глюteniны	<i>Glu</i>	<i>T. turgidum</i>

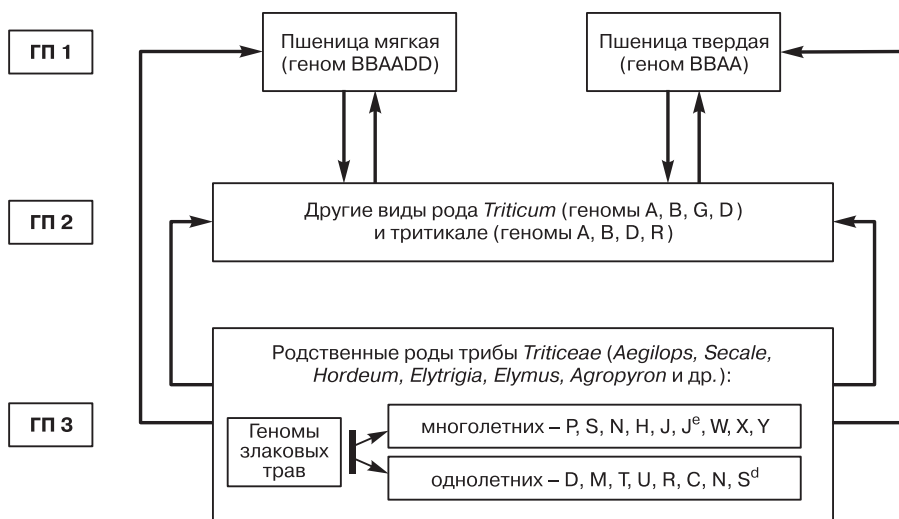


Рис. 3.25. Пул генов пшениц включает разнообразие образцов-источников ценных для селекции признаков (схема любезно предоставлена А.Ф. Мережкой).

ГП-1, ГП-2, ГП-3 – уровни генофонда (генных пулов) для данной культуры: первичного, вторичного и третичного соответственно.

ботка стратегии интрогрессивной гибридизации, т. е. введения ценных в сельскохозяйственном отношении признаков от родственных видов в создаваемые сорта (рис. 3.25). При этом одни признаки можно передавать, не ухудшая остальные параметры сорта-реципиента, другие – нет. Носители первых признаков определены как доноры, вторых – как источники [Зарубайло Т.Я., 1976]. Главное отличие между ними заключается в методах работы. Сорта-доноры идут напрямую в гибридизацию для последующего отбора, источники – в беккроссы для переноса интересующего признака для создания образца-донора, который затем и используется в гибридизации для получения исходного материала.

А.Ф. Мережка [1989] формулирует основные требования, которым должны отвечать доноры (независимо от того, являются они коммерческими сортами или образцами мировой коллекции):

“1) легко скрещиваться с улучшаемыми сортами и образовывать при этом высокофертильное потомство;

2) быть достаточно универсальными, т. е. обеспечивать желаемый эффект в возможно большем числе гибридных комбинаций;

3) не иметь отрицательных признаков, тесно сцепленных с передаваемым свойством” (с. 111).

Он также считает, что “требуется такая система изучения, которая позволила бы при исследовании ограниченного числа специально подобранных линий полнее определить генетический потенциал отдельных ботанических видов, чтобы выявить и включить в селекционное использование гены, играющие существенную роль в развитии наиболее важных признаков. Н.И. Вавилов еще в 1931 г. указал наиболее эффективное на-

правление о наследственной природе вида только тогда, когда она будет базироваться не на случайных нескольких сортах, а на определенно подобранном, хотя бы выборочном материале, учитывая вид как сложную систему” (с. 111).

3.3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФЕН- И ГЕНКОЛЛЕКЦИЙ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Рассмотрим, как наличие фен- и генколлекций позволяют проводить филогенетические исследования. Ранее было показано, что использование полиморфизма по энзимам диплоидных пшениц-доноров элементарных геномов полиплоидных видов является хорошей моделью для филогенетических исследований у растений [Nishikawa K. et al., 1992]. Полиморфизм по локусу *Gpi-1* был описан у значительного числа видов родов *Triticum* и *Aegilops* (см. раздел 1.7). Показано его наличие у всех доноров элементарных геномов – *T. boeoticum* [Smith-Huerta N.L. et al., 1989], *Ae. speltoides* и *Ae. aucheri* [Гончаров Н.П., Коновалов А.А., 1996]. Однако следует заметить, что частоты образцов с “редкими” вариантами очень низки. Например, анализ 195 образцов *T. monocosmum* из коллекций Small Grains Collection и ВИР позволил обнаружить только два образца с подвижностью *GPI*, отличающиеся от остальных 193 изученных образцов (см. табл. 3.6). Это затрудняет широкое использование данного признака.

Использование анеуплоидов сорта Chinese Spring позволило локализовать *GPI-1* триплицированные структурные гены на коротких плечах хромосом 1-й гомеологической группы мягкой пшеницы [Hart G.E., 1979a] и впоследствии успешно картировать ген *Gpi-D1* [Chojeski A.J.S. et al., 1983]. Дополненные линии Chinese Spring/*Ae. searsii* также были изучены [Pietro M.E. et al., 1988]. Нами было исследовано аллельное разнообразие пшеницы и ее возможных предков-доноров геномов А, В и D с целью выявления происхождения многокомпонентного спектра *GPI* мягкой пшеницы (см. табл. 1.55 и 3.6).

Полученные результаты представлены на рис. 3.26 и 3.27. Некоторые диплоидные виды *Aegilops* обладают полиморфизмом по *GPI-1*. В то же самое время у других полиморфизм по *Gpi-1* не обнаружен.

У *T. urartu* (донор генома А^u) 96,0 % образцов имели аллель δ (дорожки l и u на рис. 3.27), 2,5 % – аллель β (дорожка v) и 1,0 % – аллель ζ (дорожки m и w) и 0,5 % образцов имели одновременно δ и β аллели (без гетерозигот). Следует отметить, что электрофоретический вариант ζζ был самым быстрым не только у *T. urartu*, но и среди всех изученных образцов других видов (см. рис. 3.27).

Не обнаружен полиморфизм по *Gpi-1* у образцов *Ae. squarrosa* (дорожки k и r). Более того, он не был обнаружен ни у тетраплоидного *Ae. crassa* 4× (дорожка s), ни у гексаплоидных видов *Ae. crassa* 6×, *Ae. varvilovii*, *Ae. juvenalis* (дорожка t) секции *Vertebrata*, к которой относится *Ae. squarrosa*. Следует заметить, что все изученные виды этой секции, за исключением *Ae. ventricosa*, имеют независимо от уровня пloidности номорфный тип (второй “слабый” band на дорожках j-l – артефакт).

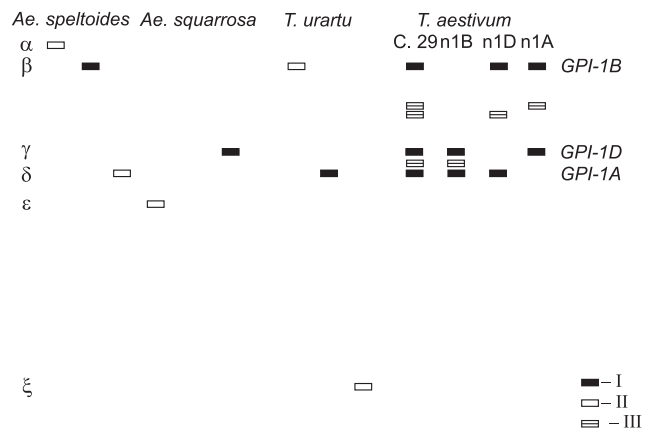


Рис. 3.26. Электрофоретические подвижности GPI-1 у видов-доноров элементарных геномов пшениц и анеуплоидов мягкой пшеницы:

С. 29 – Саратовская 29; n1A, n1B, n1D – нуллисоми по хромосомам 1A, 1B и 1D соответственно.

I – аллельные варианты GPI видов-доноров элементарных геномов, включенные в геном полиплоидных пшениц; II – аллельные варианты GPI видов-доноров элементарных геномов полиплоидных пшениц, не включенные в их геном; III – гетеродимерные варианты.

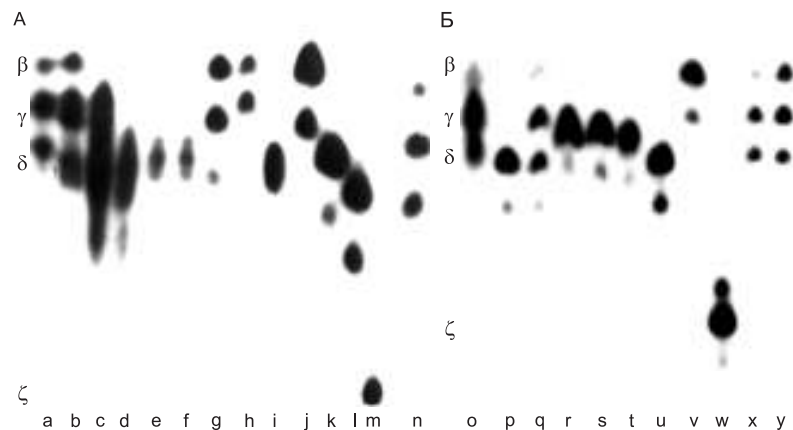


Рис. 3.27. GPI-зимограммы: гель А, гель Б, из: [Goncharov N.P. et al., 1998].

Дорожки: а – *Triticale*; б – Новосибирская 67; с – F₁ Новосибирская 67 × Salmon; д – Salmon (1RS–1BL транслокация) (γδ-гетерозигота); е – нулли1В Саратовская 29 (γδ-гетерозигота); ф – дитело1BL Саратовская 29 (γδ-гетерозигота); г – нулли1D Саратовская 29 (βδ-гетерозигота); h – дитело1AL Саратовская 29 (βγ-гетерозигота); i – дитело1BL Chinese Spring (γδ-гетерозигота); j – к-1595 *Ae. speltoides* (β-подвижность); k, r – к-1345 *Ae. tauschii* (γ-подвижность); l, u – к-33869 *T. urartu* (δ-подвижность); m, w – SY-20197 *T. urartu* (ζ-подвижность); n, q – к-1276 *Ae. speltoides* (βδ-гетерозигота); o – Саратовская 29; p – к-48 *Ae. speltoides* (δ-подвижность); s – к-1014 × *Ae. crassa* 4 (γ-подвижность); t – к-1344 *Ae. vavilovii* (γ-подвижность); v – G 1791 *T. urartu* (β-подвижность); x – к-39098 *T. araraticum* (βδ-гетерозигота); y – к-15593 *T. turanicum* (βδ-гетерозигота).

Хотя проблема происхождения генома В полиплоидных пшениц уже почти не дискуссионна [Raskina O. et al., 2002; Haider N., 2011], все шесть видов секции *Sitopsis* были нами изучены. У всех этих видов, кроме *Ae. bicornis*, выявлен полиморфизм по *Gpi-1*. Из видов секции только *Ae. aucheri* имеет четыре аллели [Гончаров Н.П., Коновалов А.А., 1996], в то время как все остальные виды имели только две – быструю δ (дорожка р) и медленную β (дорожка j) подвижности. Причем быстрая аллель δ встречается у 79 % изученных образцов подсекции *Emarginata*, тогда как у видов подсекции *Trunkata* *Ae. speltoides* и *Ae. aucheri* медленная аллель β выявлена у 67 % изученных образцов. Следует заметить, что 50 % образцов этих двух видов имели мономорфный β -тип *Gpi-1* (см. табл. 1.55).

Все изученные образцы тетраплоидных пшениц, за исключением двух видов секции *Timopheevii* – *T. araraticum* и *T. timopheevii*, имеющих геном GA, дали идентичный трехкомпонентный спектр $\beta\delta$ типа (дорожка х). Одинаковый многокомпонентный спектр по локусу *Gpi-1* обнаружен у сортов мягкой пшеницы (дорожки b и o). Исключение составляют только образцы с замещением 1R(1B) и транслокациями 1RS-1BL (дорожка d), которые отличаются от всех остальных. На рис. 3.27 видно отсутствие подвижности β у нулли1В Саратовская 29 и дитело1BL Chinese Spring (дорожка i). У *Ae. speltoides* и *Ae. aucheri* β -аллель встречается более часто (у 67 % изученных образцов). Дитело1AL Саратовская 29 не имеет δ band (дорожка h). У *T. urartu* δ band встречается очень часто (у 96 % образцов). У нулли1D Саратовская 29 γ -подвижность отсутствует и ясно виден трехкомпонентный спектр (дорожка g).

Полученные результаты позволяют нам предположить, что геном А мягкой пшеницы включил в себя наиболее часто встречаемый у *T. urartu* аллельный вариант *Gpi-1* (δ) (см. рис. 3.26). Ген *Gpi-B1* генома В, контролирующий β -подвижность, вероятнее всего, являет собой наиболее часто встречаемый в подсекции *Trunkata* вариант *Gpi-1* или редкий вариант *Gpi-1* видов подсекции *Emarginata*. Следует напомнить, что *Ae. speltoides* является единственным видом секции *Sitopsis*, который имеет две спутнические хромосомы [Riley R. et al., 1958].

У полиплоидных пшениц, с одной стороны, обогащается изоферментный состав вследствие кодоминантного проявления аллелей изоферментов, дивергентных у предковых видов, с другой – сужается аллозимный состав генофонда, так как лишь единичные биотипы предковых диплоидных видов участвовали в полиплоидизации, давшей начало первичным амфидиплоидам [Jaaska V., 1981]. У тетра- и гексаплоидных видов пшениц с геномами ВА и ВAD зафиксировались наиболее часто встречаемые аллели *GPI-1* видов-доноров элементарных исходных геномов (см. табл. 1.55 и 3.6).

“Эффект родоначальника” и, как следствие, “невключения” значительного полиморфизма в геномы полиплоидных пшениц наблюдается по многим генетическим системам. В том числе и по морфологическим признакам. Ни тип безостости, ни спельтоидность, ни пленчатость не “попали” в гексаплоидные виды пшениц из *Ae. speltoides*. Так как полиплоидные пшеницы “включили в себя” единичные биотипы видов-доноров

элементарных геномов, аллельные варианты *Gpi-1* диплоидных видов, отсутствующие у мягкой пшеницы, могут быть успешно интрогрессированы в ее геном. Такие различающиеся по вариантам *Gpi-1* интрогрессивные формы могут быть успешно использованы в генанализе и при картировании генов, расположенных в хромосомах 1A и 1B.

В то же время преобразования геномов полиплоидных пшениц ставят и другие вопросы. Все яровые образцы *T. urartu* имеют длинный вегетационный период, т. е. они позднеспелы. Возможно, они имеют слабую в своем фенотипическом проявлении аллель доминантного гена *Vrn-A1*, в то время как большинство яровых образцов полиплоидных пшениц скороспелые и имеют аллель этого гена с сильным фенотипическим эффектом. В связи с этим возникает вопрос о том, откуда половина сортов мягкой пшеницы имеет доминантный ген *Vrn-A1* с сильным фенотипическим проявлением и как произошла вся хромосома 5A. Если вид-донор не имеет сильной аллели доминантного гена *Vrn*, то, возможно, была ее интрогрессия из какого-то другого диплоидного вида, или тетраплоидный вид, послуживший тетраплоидным компонентом при синтезе гексаплоидного вида, был иным, чем *T. dicoccoides*. Косвенно об этом говорит и “похожесть” 5A хромосомы мягкой пшеницы на таковую *T. sinskajae* (см. разд. 1.2), и наличие идентичного фрагмента хромосомы 4AL, транслоцированного в хромосому 5A мягкой пшеницы и *T. monococcum* [Dubcovsky J. et al., 1998]. Обнаружено, что дистальная часть длинного плеча хромосомы 5A интенсивно была вовлечена в эволюционные преобразования у всех видов пшениц [Kojima T., Ogihara Y., 1998]. Исключение составляет только донор генома Aⁿ – *T. urartu*.

Японские исследователи М. Tanaka, К. Yamashita [1957] сообщают о выявлении ими не только яровых, но и форм с промежуточным типом развития среди образцов *Ae. squarrosa* из Пакистана и Афганистана. На рис. 2.17 представлено распределение яровых и озимых форм из коллекции ВИР, полученное по результатам выполненного нами изучения (на карту не нанесены образцы, не имеющие в паспорте точного места сбора). Заметим, что в работе Э.Ф. Мигушовой, Е.П. Ремизовой [1978, 1982] сообщается о наличии яровых форм у данного вида только среди образцов Ирана и Афганистана, а в работе М. Tanaka, К. Yamashita [1957] – среди образцов Пакистана и Афганистана. К. Tsunewaki [1966a] изучал яровой амфидиплоид ABD-XIII, полученный E.R. Sears с использованием ярового образца *Ae. squarrosa*, к сожалению, неуказанного происхождения. Наличие в изученной нами коллекции *Ae. squarrosa* всего 12 образцов из Ирана и единичных образцов из Грузии, Туркмении, Узбекистана и Индии явно недостаточно для широких заключений о геногеографии признака. Однако результаты проведенных исследований позволяют не согласиться с выводами К. Tsunewaki [1966a] об озимости как эндемичном в понятиях П.М. Жуковского [1985a] признаке для образцов Ирана, а также и с его выводом об Иране как наиболее возможном районе происхождения мягкой пшеницы в результате естественной межвидовой гибридизации с участием *Ae. squarrosa*. Тем более что в результате более поздних экспедиций было выяснено, что район произрастания *Ae. squarrosa* захватывает и

Среднюю Азию, которая, по мнению Р.Э. Регеля [1917], Н.И. Вавилова [1923] и К.А. Фляксбергера [1938], и является прародиной гексаплоидных пшениц. Таким образом, вопрос о месте гибридизации тетраплоидного вида пшениц с *Ae. squarrosa* очень интересен в том плане, что об ареале ssp. *strangulata* *Ae. squarrosa* мы судим по данным об ареале вида на настоящее время, тогда как гибридизация имела место не менее 8–10 тыс. лет назад.

3.3.1. Коллекция амфиплоидов

Первоначально амфидиплоиды создавались с сугубо теоретических позиций. Позже Д. Костов [1940] одним из первых предложил использовать путь создания гексаплоидных амфиплоидов для переноса материала от диплоидных видов пшениц в гексаплоидные путем их последующей гибридизации с мягкой пшеницей. Т.Я. Зарубайло, Э.В. Таврин [1972], А.А. Филатенко, Р.Л. Богуславский [1991], Р.Л. Богуславский, О.В. Голик [2004] также полагают, что амфиплоиды могут быть ценным источником генов устойчивости к грибным болезням. Однако в амфиплоидах, созданных без предварительного изучения их родительских компонентов, исследователи не получили интересных “комбинаций генов” (см. многолетние работы А. Majeeb-Kazi et al. [1996]). Наши предварительные исследования, проведенные совместно с Е.И. Гульяевой [неопубл. данные] говорят об очень незначительном проценте устойчивых форм и среди другой выборки рукотворных амфиплоидов. Кроме того, часть использованных в нашей работе гексаплоидных амфидиплоидов пшеницы, полученных Э.В. Тавриным [1963], характеризовались пониженной фертильностью [Ибрагимов М.Х., 1983]. А это требует их поддержания при индивидуальной или групповой изоляции.

Экспериментальное объединение геномов пшениц как модель для изучения происхождения полиплоидных видов. Ниже нам бы хотелось вернуться к рассмотрению рукотворных амфиплоидов как к удачной (удобной) модели изучения филогенетических вопросов в роде *Triticum*.

Остистость. В 1833 г. J. Link обнаружил на Балканах и в Малой Азии дикие формы однозернянки. A. Schultz [1913] разделил их на две группы – *T. aegilopoides* Bal. и *T. thaoudar* Reut. Данные виды отличались географическим распространением: к *T. aegilopoides* он отнес преимущественно европейские формы, а к *T. thaoudar* – азиатские. Основными подвидовыми признаками у *T. boeoticum* ssp. *boeoticum* является 1 ость и 1 фертильный цветок, у *T. boeoticum* ssp. *thaoudar* (Reut. et Hausskn.) Grossh. – 2 ости и 2 фертильных цветка на колосок. К.А. Фляксбергер [1915] также использовал эти признаки в качестве диагностических. С тех пор в систематику пшениц прочно вошел принцип эколого-географического деления пшениц.

Рассмотрим гипотезы о выявлении тетраплоидной пшеницы, послужившей материнской формой для первичного гексаплоида. О.Ф. Cook [1913] связывал происхождение последнего с гибридизацией дикой полбы Израиля с каким-то из видов эгилопсов. J. Percival [1921] предположил происхождение мягкой пшеницы как результат скрещивания также одно-

го из видов полб с *Ae. cylindrica*, указав на признаки, отличающие ее от полбы. К таковым он отнес тонкостенность полой соломины, прочность колосового стержня, отсутствие киль на колосковых чешуях¹¹, их округлость, сравнительно короткие (относительно общей длины колоса) ости у остистых разновидностей и наличие полуостистых и безостых форм. Как видим, выраженности и форме остей отводилось значительное место при филогенетических и таксономических построениях. Однако в дальнейшем признак “остистость” выпал из поля зрения исследователей, в том числе и современных тритикологов.

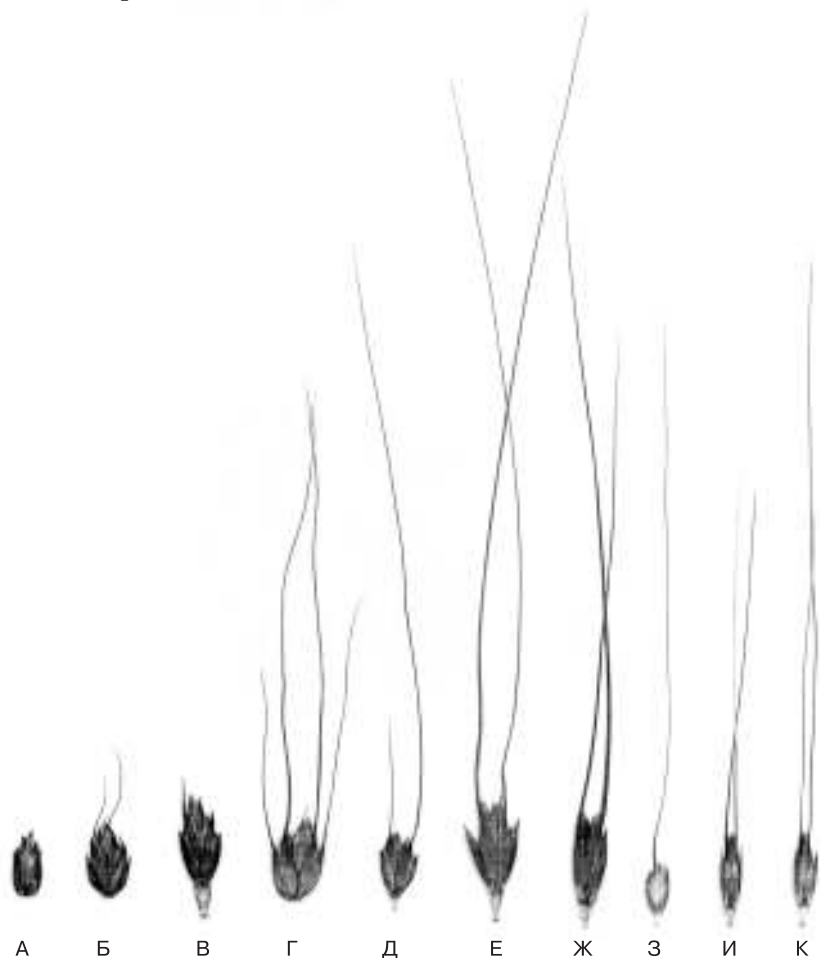


Рис. 3.28. Форма остистости у ди-, тетра- и гексаплоидных видов пшениц.

А – KU 2125 *Ae. squarrosa*; Б – KU 178 *T. aestivum*; В – KU 157 *T. spelta*; Г – KU 139-2 *T. carthlicum*; Д – KU 117 *T. dicoccum*; Е – KU 196-1 *T. araraticum*, Ж – KU 109 *T. dicoccoides*, З – KU 105 *T. monococcum*, И – KU 178 *T. urartu*, К – KU 102 *T. boeoticum*.

¹¹ У тетраплоидных видов киль отсутствует только у *T. carthlicum* и *T. aethiopicum* (см. рис. 3.11).

Разнообразие ди- и тетраплоидных видов пшениц по типу (характеру) остистости представлено на рис. 3.28. Используя этот признак, попытаемся выяснить, как тип остистости, характерный для тетраплоидных видов, проявляется у амфидиплоидов, и на основании этого построим гипотезы о возможных кандидатах из тетраплоидных видов, которые могли бы с большей вероятностью участвовать в качестве материнского компонента в становлении гексаплоидных пшениц.

У тетраплоидов нет безостых форм [Филипченко Ю.А., 1979; Гончаров Н.П., 1997]. Они имеются только у ряда форм *T. dicoccum* и *T. durum*, которые представляют собой интрогрессивные формы с генами, контролирующими безостость, от мягкой пшеницы (см. разд. 1.2). Согласно гипотезе Н. Kihara, F. Lilienfeld [1949] и данным М. Tanaka [1959] и Н. Kihara [1965], исходным тетраплоидом при гибридизации с *Ae. squarrosa* был вид *T. persicum* (=syn. *T. carthlicum*). Исходя из этого первичный гексаплоид, по их мнению, имел легкий обмолот и обладал достаточно прочным колосовым стержнем. Согласно нашим данным, все искусственно полученные амфиплоиды с геномом BBAADD имеют трудный обмолот (табл. 3.18). И до сих пор не обнаружено форм *Ae. squarrosa* с легким обмолотом. Даже

Таблица 3.18

**Список изученных амфиплоидов из разных генбанков
по признаку “трудный обмолот” и его генетический контроль**

Родительские формы	Номер или название	Геном (гапло- идный)	Характер обмолота	Ген, обусловливающий признак
<i>T. dicoccoides</i> + <i>Ae. squarrosa</i>	KU 221-1a; KU 221-9; KU 221-10; KU 221-12; KU 221-27	BAD	Трудный	<i>Tg K(Q)</i>
<i>T. carthlicum</i> + <i>Ae. squarrosa</i>	KU 221-5; KU 221-18; KU 221-19; KU 221-20; KU 221-21; KU 221-26	BAD	То же	<i>Tg</i>
<i>T. dicoccum</i> + <i>Ae. squarrosa</i>	KU 221-13; KU 221-24; KU 222	BAD	»	<i>Tg</i>
<i>T. durum</i> + <i>Ae. squarrosa</i>	KU 221-14; KU 221-23, KU 221-25	BAD	»	<i>Tg</i>
<i>T. turgidum</i> + <i>Ae. squarrosa</i>	KU 221-2; KU 221-24	BAD	»	<i>Tg</i>
Тетраформа <i>T. aestivum</i> + <i>Ae. squarrosa</i>	Tc + Rl 5261, Tc + Rl 5588	BAD	»	<i>Tg</i>
<i>T. yunnanense</i>	KU 504, KU 505, KU 506, KU 507, KU 508	BAD	»	<i>Tg?</i>
<i>T. tibetanum</i>	KU 510, KU 511	BAD	»	<i>Tg?</i>
<i>T. timopheevii</i> + <i>T. monococcum</i>	KU 218, KU 233	GAA	Легкий	<i>k(q)</i>
<i>T. turgidum</i> + <i>T. monococcum</i>	KU 229-1	BAA	Легкий	<i>k(q)</i>
AD Жирова (<i>T. militinae</i> + <i>Ae. squarrosa</i>)	UA0500016	BAD	Трудный	<i>Tg</i>

Примечание. Tc – tetraCanthatch.

“голозерный” мутант TQ-27 М. Feldman’a, не имея пленок, обладает “трудным обмоломом”. Однако изучение амфиплоида *T. carthlicum* × *Ae. squarrosa* показывает, что у него иной тип остистости (рис. 3.29), чем у мягкой пшеницы (см. рис. 1.14, А). У амфидиплоида имеются ости и на колосковой, и на цветковой чешуе. Все рукотворные амфидиплоиды, изученные нами, не обладают голозерностью (см. табл. 3.18). С наследованием ломкоколосости у них дело обстоит еще сложнее (см. разд. 1.2). И хотя эти амфиплоиды больше похожи на *T. spelta*, так как у них плотные колосковые чешуи, как и у всех остальных рассмотренных нами ниже амфиплоидов, у них иной, чем у *T. spelta* контроль этого признака. Вероятно, пленчатый, с трудным обмоломом гексаплоид был первичным. Но в отличие от гипотезы E.R. Sears (см. рис. 3.1) этот признак обуславливался геном *Tg*, расположенным в хромосоме 2D, а не геном *K(Q)*, расположенным в хромосоме 5A у *T. spelta*.

У амфидиплоида KU 221-13 *T. dicoccum* × *Ae. squarrosa* одна ость на колосок (рис. 3.30), причем этот признак доминантный, так как F₁



Рис. 3.29. Выраженность остей на колосковой чешуе у амфиплоида KU 221-5 (Б), полученного с использованием образцов KU 139-1 *T. carthlicum* (А) и KU 20-2 *Ae. squarrosa* (Б) (Germplasm Institute, Kyoto University).



Рис. 3.30. Одна ость на колосок у амфидиплоида KU 221-13, полученного с использованием сорта Vernal *T. dicoccum* (KU 124, Germplasm Institute, Kyoto University, Kyoto, Japan).



Рис. 3.31. Амфидиплоид КУ 221-14 (Б), полученный с использованием сорта Gulab *T. durum* (КУ 134) (А) и КУ 2076 *Ae. squarrosa* (В) (Germplasm Institute, Kyoto University, Kyoto, Japan).

гибридов КУ 117 *T. dicoccum* × КУ 139-2 *T. carthlicum* имеет 1 ость на колосок. В F_2 гибридов идет расщепление согласно моногенной схеме.

И в случае использования при амфиплоидизации с *Ae. squarrosa* твердой пшеницы полученный амфиплоид по типу остистости больше похож на твердую пшеницу, чем на мягкую (рис. 3.31). Кроме того, вид *T. durum* еще молодой (ему около 5 тыс. лет), следовательно, он не успел “поучаствовать” в происхождении мягкой пшеницы, остатки которой датируются 7 тыс. лет до н. э. [Nesbitt M., 2002] (см. разд. 4.2.2).

W.P. Tompson [1925] заметил очень интересную закономерность, что ряд признаков, таких как “полая соломина”, “хохолки зерна”, “короткая чешуя”, имеющих у *T. monoccum*, отсутствуют у *T. durum* и затем снова появляются у *T. aestivum*. Поэтому фенколлекция по таким признакам представляет определенный интерес. Такая выраженность признаков также может свидетельствовать о неучастии *T. durum* в происхождении мягкой пшеницы. *T. polonicum* является видом неизвестного происхождения, который был описан по экземплярам, находящимся в европейских ботанических садах, поэтому его не рассматриваем.

Амфидиплоид *T. dicoccoides* × *Ae. squarrosa* представлен на рис. 3.32. Очевидно, что и его использование для филогенетических построений не очень успешно. Он отличается грубостью колоса и больше напоминает



Рис. 3.32. Амфилоид KU 221-1b (Б), полученный от скрещивания KU 109 *T. dicoccoides* (А) на KU 20-2 *Ae. squarrosa* (Б).

T. yunnanense King – “пшеницу с железной чешуей”, чем *T. spelta* из Ирана. В литературе сообщается об искусственном получении (ресинтезе) *T. spelta* в результате гибридизации и последующей амфилоидизации *T. dicoccoides* с *Ae. squarrosa* [McFadden E.S., Sears E.R., 1946] (правда, позже E.R. Sears [1976] используемую им форму *T. dicoccoides* реидентифицировал как *T. dicoccum*) (см. рис. 3.1).

Интересна форма колоса у амфилоида, полученного от скрещивания *Ae. squarrosa* с *T. araraticum* (рис. 3.33).

К сожалению, никем не были получены амфилоиды с *T. aethiopicum*, *T. polonicum*, *T. ispahanicum*. Правда два последних будут обладать чешуей, по длине напоминающей *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* (см. рис. 1.37).

Результаты изучения наследования типа остистости в гибридной комбинации двух тетраплоидных видов *T. durum* × *T. aethiopicum* представлены в табл. 3.19.

В процессе изучения F₂ гибридов сорта Langdon на к-43766 *T. aethiopicum* выявлен факт расщепления остистых форм по типу “ости, как у мягкой пшеницы” и “ости, как у твердой пшеницы” (рис. 3.34, см. табл. 3.19). Различие по типу остистости между разновидностями *T. aethiopicum* “с остями, как у мягкой пшеницы” и “остями, как у твердой пшеницы” наследуется моногенно, и, следовательно, признак может быть использован как таксономический (классификационный). Вероятно, ген, его контролирующий, расположен в хромосоме 3А, так как только по ней мы наблюдаем отклонение от моногенного расщепления (см. табл. 3.19). Однако для окончательных выводов требуется дополнительно провести специальные эксперименты. Для выяснения вопросов происхождения гексаплоидных пшениц необходимы не только гено-географические исследования тетраплоидных видов пшениц и определение конкретного места (района) происхождения возделываемых тетра- и гексаплоидных видов, но и широкомасштабные сравнительно-генетические и молекулярно-биологические исследования с привлечением всего существующего разнообразия пшениц.

Рис. 3.33. Амфиплоид KU 331-1, полученный от скрещивания KU 196-1 *T. araraticum* на KU 2135 *Ae. squarrosa*.



Недостаточно изучено и разнообразие экологических типов в пределах конкретных видов [Пальмова Е.Ф., 1935]. Полиплоидные виды пшениц произошли в регионе, где часть генофонда диплоидных видов пшениц до сих пор не инвентаризирована и неизвестно, какая его часть была “задействована” при гибридизации и последующей амфиплоидизации предковых форм при становлении сначала тетра-, а потом и гексаплоидных видов. Е.Д. Бадаева любезно сообщила нам о наличии публикации, где указывается, что у 15 образцов *T. aethiopicum* было обнаружено наличие видоспецифической транслокации 2A·4B, характерной для мягкой пшеницы [Kawahara T., Take-ta S., 2000]. Правда неизвестно, как часто эта транслокация встречается у этого вида [Jiang J., Gill B.S., 1994].

Согласно выполненным нами исследованиям, ни *T. carthlicum*, ни *T. dicoccum*, ни *T. durum* не могли быть предками *T. aestivum*, так как полученные на их основе амфидиплоиды с *Ae. squarrosa* дают иной тип остистости (см. рис. 1.19, 3.29–3.33), чем у мягкой пшеницы (см. рис. 1.13). Наши выводы о неучастии *T. dicoccum* как вида-донора в качестве тетраплоидного компонента гексаплоидных пшениц, основанные на сравнительно-генетическом изучении типа остистости и морфологии колоса рукотворных амфидиплоидов,

Таблица 3.19

Наследование типа остистости у *T. aethiopicum* к-43766

Линия	Тип остистости		χ^2	
	“как мягкая”	“как твердая”	3:1	15:1
Langdon	103	34	0	80,61
3D-3A	52	28	4,27*	112,85
6D-6A	27	8	0,09	16,47
1D-1B	37	19	2,38	73,22
2D-2B	32	8	0,53	12,91
4D-4B	92	24	1,15	41,28

* – недостоверно, $\chi^2_{0,05} = 3,84$.

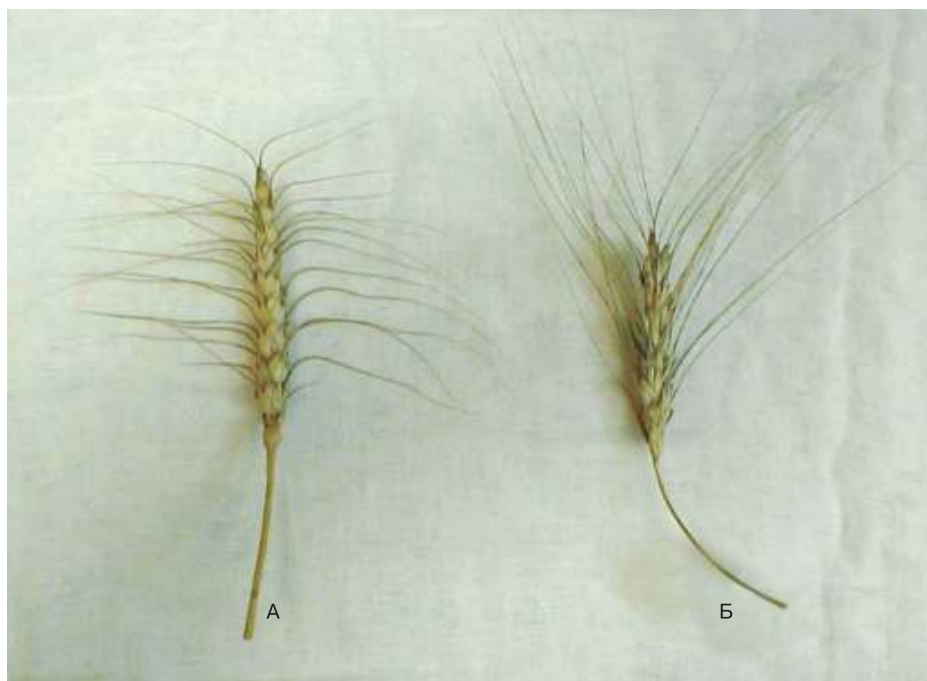


Рис. 3.34. Типы остистости у растений F_2 гибридов Langdon на *T. aethiopicum* к-43766.

А – “с остями, как у мягкой пшеницы”; Б – “с остями, как у твердой пшеницы”.

подтверждаются данными изучения полиморфизма этого вида методом дифференциального окрашивания хромосом [Бадаева Е.Д., 2000].

Таким образом, на основании выполненных исследований мы можем заключить, что среди существующих в настоящее время тетраплоидных видов пшениц *T. aethiopicum* является наиболее подходящим видом-кандидатом на роль донора тетраплоидного компонента генома ВВАА гексаплоидных видов, правда в случае, если он сам не является видом гибридогенного “вторичного” происхождения, т. е. результатом гибридизации мягкой пшеницы с *T. dicoccum* или каким-либо другим тетраплоидным видом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 3.

ТИПЫ КОЛЛЕКЦИЙ И СОХРАНЕНИЕ

БИОРАЗНООБРАЗИЯ ПШЕНИЦ И ИХ СОРОДИЧЕЙ

В настоящее время исследования гомологии геномов и синтении групп сцепления злаков проводятся достаточно интенсивно; однако эти исследования выполнены исключительно с использованием ДНК-маркеров и не включают в себя или включают малое число функциональных генов [Gill K.S. et al., 1991]. Этот недостаток отмечают сами авторы подобных исследований [Ahn S. et al., 1993]. Между тем только использование в ка-

честве маркеров функционально активных генов, таких как гены, контролирующие морфологические, генеративные и биохимические признаки, может позволить провести корректный анализ гомологий сегментов хромосом всех трех геномов пшениц, а в итоге – геномов пшеницевых *Triticeae* s. l. в целом и пролить свет на некоторые вопросы филогении как рода *Triticum*, так и трибы в целом. Одним из подходов к таким исследованиям является сравнение родственных видов по результатам сравнительно-генетического изучения. Модели “виды-сородичи–возделываемые виды” и “рожь–пшеница” в силу наличия разнопланового материала (полных серий дополненных линий, линий с ржано-пшеничными замещенными хромосомами, а также линий с ржано-пшеничными транслокациями) в свете представленных в настоящей работе результатов нам кажутся довольно удачными для проведения таких филогенетических работ. В связи с этим важное значение приобретает сбор фенколлекций и создание генколлекций у пшениц разного уровня ploidy и их последующее эффективное сохранение.

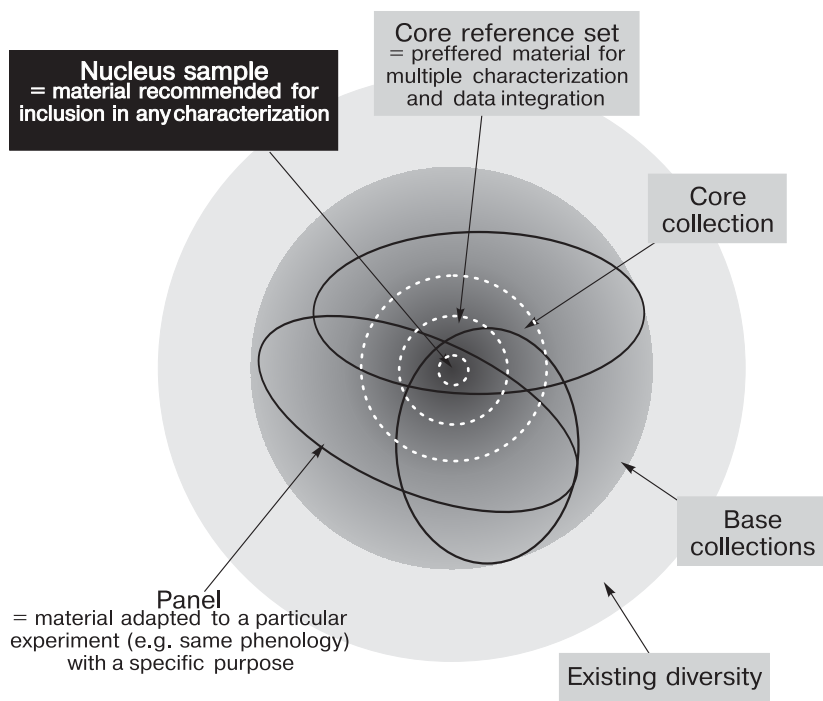
Проблема гомологии интересна и для селекционеров [Дорофеев В.Ф., 1989], и для систематиков [Якубцинер М.М., 1976]. В общем виде она формулируется так: какие знания по частной генетике того или иного вида можно аппроксимировать на другие, в том числе и на виды того же рода. Получение представлений об аборигенных высокоприспособленных к местным условиям сортах в последнее время также приобретает большое значение. Хотя оценка адаптивности сортов культивируемых видов растений сложна и прежде всего потому, что они “выведены” из-под жесткого действия естественного отбора и приспособлены не только к конкретным природно-климатическим условиям, но и к определенным системам возделывания. По этой причине особый интерес представляет изучение наследования признаков, обладающих адаптивной ценностью у стародавних сортов, которые были более подвержены действию естественного отбора, чем современные коммерческие, а также у местных, возделывавшихся до появления стародавних форм, еще менее затронутых научной селекцией.

После проведения всестороннего изучения материала одна из основных проблем – целенаправленная передача желательных признаков в селекционный и экспериментальный материал. Родственные виды, как правило, не могут быть непосредственно использованы в виде доноров в синтетической селекции, и передача интересующих исследователей признаков возможна посредством интрогрессивной гибридизации через беккроссы. Возможность успешного проведения межродовых и межвидовых скрещиваний в трибе *Triticeae* позволяет расширить генофонд мягкой пшеницы за счет чужеродных генов и таким образом увеличить число локусов¹², как пригодных для генетических и филогенетических исследований, так и

¹² В связи с недостаточностью экспериментальных данных мы не рассматриваем вопросы возможности расширения полиморфизма полиплоидных пшениц за счет “новых” (“молчащих”) генов (не экспрессируемых в гомологичных геномах) посредством изменения эпигенетического контроля их активности (см. A. Bottley, R.M.D. Koeber [2008]).

имеющих хозяйственно важное значение. Поэтому в настоящее время очень актуальна проблема сбора, сохранения, изучения и переноса части генофонда видов-сородичей в генофонд культурных видов, потерявших широкий полиморфизм в процессе селекции и возделывания. Одна из причин неудач при использовании отдаленной гибридизации состоит в том, что рекомбинация генетического материала видов-доноров и видов-реципиентов не всегда проходит успешно [Калинина Н.П. и др., 1977]. Сравнительно-генетические исследования требуются для определения возможностей расширения биоразнообразия возделываемых видов пшениц. Только такое изучение морфологических, физиологических и биохимических признаков, определение аллельности генов, их контролирующих, и гомологии групп сцепления у различных видов пшениц и их сородичей позволит наметить стратегию целенаправленного проведения интрогрессивной гибридизации в роде. При отсутствии стратегии проведения таких работ может иметь место и сложившаяся на сегодняшний день ситуация (см. табл. 3.17), когда в результате многолетних кропотливых трудов создано 430 амфиплоидов тетраплоидных видов пшениц с *Ae. squarrosa* [Majeed-Kazi A. et al., 1996]. Однако образцы последнего вида предварительно не были изучены и, следовательно, перспективы использования такого материала неясны (хотелось бы, чтобы случайный набор форм *Ae. squarrosa* оказался полиморфным как можно по большему числу признаков). Крайне желательно предварительное, до начала проведения интрогрессивной гибридизации, изучение генетического контроля признаков у потенциальных видов-доноров. Это позволит в дальнейшем сократить не только объемы экспериментальных работ, но и в какой-то мере гарантировать их успешное завершение.

В последнее время происходит изменение парадигмы сохранения биоразнообразия. В связи с существенным разрастанием коллекций предпринимаются попытки его структурировать по каким-либо параметрам, которые позволили бы хранить и эффективно изучать только часть его без потери информации о внутривидовом полиморфизме. Одна из таких попыток представлена на рис. 3.35. Она основана на более ранних работах группы исследователей, которые с начала 1980-х гг. пытались ввести концепцию “core collection”, очень близкую к таковой “типовые коллекции” в понятиях, предложенных в конце 1920-х–1930-е гг. сотрудниками ВИР [Фляксбергер К.А., 1928; Пальмова Е.Ф., 1935]. Термин в ботанике имеет давнюю историю и связан с выделением “типовых таксонов” [Коровина О.Н. и др., 1981], от которого был один шаг до “типовых гербариев” [Лунева Н.Н. и др., 1998]. Доступ к генетическому разнообразию, содержащемуся в больших коллекциях зародышевой плазмы мировых генбанков, по-прежнему является серьезной проблемой. Концепция сердцевинной (на русский язык чаще переводят как “стержневая”) коллекции (core collection) [Frankel O.H., 1984] была разработана более 25 лет назад для облегчения доступа к разнообразию, имеющемуся в этих коллекциях, и его адекватному изучению, так как огромное число образцов, накопленных во многих генбанках мира для предотвращения эрозии генетического



Current Opinion in Plant Biology

Рис. 3.35. Концепции структурирования генетического разнообразия (из: [Glaszmann J.C. et al., 2010]).

разнообразия растений, в большей части недостаточно описано. Логическое обоснование сердцевинной коллекции было подробно рассмотрено А.Н.Д. Браун [1989], который определил этот термин как ограниченный набор образцов, отобранных из существующей коллекции зародышевой плазмы, представляющий генетический спектр всей коллекции и включающий как можно более полное генетическое разнообразие. Идея заключалась в выявлении немногих образцов, отражающих основной полиморфизм того или иного вида, и на анализе которых будет сосредоточено изучение и использование коллекции до повторного последующего изучения в более широком объеме. Такие коллекции должны способствовать повышению не только эффективности изучения и использования собранного в генбанках генофонда, но и способствовать существенному сокращению расходов на его содержание и обслуживание. На практике, однако, core-коллекции состоят из тысяч сортообразцов, что слишком много для их эффективного использования в селекционных программах и агробиологических исследованиях. Следующим шагом оптимизации эффективного использования собранного в генбанках биоразнообразия явилось выделение так называемых мини-сердцевинных (мини-стержневых) коллекций (small core collection), при формировании которых включается не более 1 % от их фондов [Upadhyaya H.D., Ortiz R., 2001; Upadhyaya H.D. et al., 2009].

Интересна в развитии тенденций уменьшения объемов выборок концепция “основных образцов” (nucleus samples) [Glaszmann J.C. et al., 2010]. Их выделение подразумевает еще большее сужение мини-стержневых коллекций и возможность доведения самой идеи core-коллекции до абсурда.

Еще одно слабое место core-коллекций – это возможная судьба образцов, не включенных в нее. Полагают, что при невостребованности они могут оказаться в “заброшенном состоянии” при резком сокращении усилий на поддержание больших по объему коллекций и “исчезнут” в результате несвоевременного репродуцирования.

Под этими сомнениями есть реальный опыт, показывающий резкое сокращение в коллекциях стародавних местных образцов, особенно довоенных сборов [Зуев Е.В., 2008]. В настоящее время никто не сможет повторить классические эксперименты Ю.А. Филиппченко [1979], так как в ВИРе чистые линии, на которых они были выполнены, не сохранились. Более того, коллекции чистых линий ни в одном банке мира в качестве отдельного производства не ведутся, хотя Р.Э. Регель [1915] считал их совершенно уникальным инструментом для многих растениеводческих исследований.

Более того, отсутствие не только эталонных коллекций образцов с идентифицированными генами, но и вообще доступных генколлекций приводит к тому, что в исследования берется случайный материал, на котором и получают неоднозначные (неинтерпретируемые) несопоставимые результаты (сравни [Admassu B. et al., 2011; Dubcovsky J. et al., 2011; Simons K. et al., 2011]).

Как мы отмечали выше, для проведения сравнительно-генетических работ в роде *Triticum* наиболее целесообразно, с нашей точки зрения, создание генколлекций на тетраплоидном уровне. В настоящее время на тетраплоидах созданы изогенные линии на *T. durum* [Watanabe N., 2008] и *T. dicoccum* [Goncharov N.P., 1999].

Во-первых, это позволяет без особых затруднений проводить скрещивания и получать потомство как с гексаплоидными, так и с диплоидными видами, а при необходимости иметь признаковые и генетические коллекции одновременно на всех трех уровнях пloidности пшениц.

Во-вторых, можно будет создать более представительные генколлекции, так как тетраплоидные пшеницы представлены бóльшим по сравнению с ди- и полиплоидами числом видов (как диких, так и возделываемых), при этом еще и обладающих значительным внутри- и межвидовым полиморфизмом.

В-третьих, наличие у тетраплоидных пшениц признаков, до настоящего времени не интрогрессированных в мягкую пшеницу, также увеличивает число маркерных генов, которые могут быть непосредственно использованы исследователями.

В-четвертых, наличие тетраплоидных (без генома D) производных мягкой пшеницы (tetraThatcher, tetraPrelude, tetraResque, tetraCanthatch

и tetraChinese Spring) позволяет в ряде случаев оценить вклад генома D в выраженность тех или иных признаков.

В-пятых, создание L.R. Jorpa, N.D. Williams [1988] полного набора (по всем 14 хромосомам) линий с замещением хромосом геномов А и В сорта Langdon таковыми генома D сорта Chinese Spring открыло реальную возможность для хромосомной локализации генов у тетраплоидных видов пшениц.

Таким образом, если задача сохранения генколлекций наиболее просто решается целенаправленным сбором, инвентаризацией и их последующим сохранением в генбанках, то создание потенциальной возможности включения их пула генов в генофонд возделываемых видов полностью зависит от множества факторов. Создание такого “запаса” генов, в том числе контролирующих и хозяйственно важные признаки – устойчивость абиотическим и биотическим стрессам, адаптивность и пр., а также и другие, не характерные для возделываемых видов, но потенциально значимые при изменении направлений селекции морфологические признаки, – наиболее рациональный путь сохранения их биоразнообразия с утилитарными целями. Такие цели и должны быть поставлены. В противном случае титанический труд поколений исследователей пропадет безвозвратно. Проведение дальнейших исследований по созданию, каталогизации и сохранению генетических коллекций позволит:

1) каталогизировать фен- и генколлекции пшениц в базе данных, которая будет доступна через Интернет;

2) выработать стратегию сохранения и использования пула генов диких сородичей в виде гибридогенного генофонда;

3) разработать методические основы для поддержания признаковых и генетических коллекций, в том числе и в виде изогенных линий;

4) усовершенствовать способы получения новых форм, которые могут быть использованы в программах по сохранению биоразнообразия соответствующих видов;

5) создать банк(-и) образцов с идентифицированными генами.

Где и как хранить коллекции. Природа частично решила проблему длительного хранения растений, “включив” в онтогенез пшениц элемент консервации – покоящиеся семена. Включение образца в любую коллекцию должно сопровождаться закладкой его на долгосрочное (в идеале “вечное”) хранение в качестве эталона [Коваль С.Ф., 1993]. Даже потеряв всхожесть, такой эталон может быть использован через много лет для анализа и сравнения с его потомством. Уже в настоящее время методы выделения и анализа ДНК позволяют это делать [Leino M.W., 2009].

В странах Единой Европы создано криохранилище гермиплазмы на о-ве Шпицберген (Норвегия). В России также требуется создание специально оборудованных хранилищ подобного типа для длительного хранения гермиплазмы растений. Наиболее подходящими для этого представляются подземные шахты в вечной мерзлоте в Ямбурге (Тюмень) и Якутске (Республика Саха).

Цель создания таких долгосрочных хранилищ – обеспечение будущих поколений разнокачественной гермиплазмой возделываемых растений для аграрных технологий будущего. К первоочередным вопросам относится:

- 1) организация системы инвентаризации и паспортизации фен- и ген-коллекций, созданных и(или) хранящихся в НИУ РФ;
- 2) создание компьютерной базы данных, обеспечивающей эффективное описание коллекций и публичного доступа к данной информации;
- 3) создания и поддержания инфраструктуры для эффективного хранения генетических коллекций и генофонда возделываемых растений и их сородичей;
- 4) разработка методов оптимального длительного хранения генресурсов.

Таким образом, остро стоящая в настоящее время в связи с энергетическими проблемами и возможностью голода на значительных территориях проблема эффективного долгосрочного сохранения всего биоразнообразия возделываемых растений, их сородичей, генетических коллекций и перспективного селекционного материала для обеспечения будущих поколений надежным разнокачественным генофондом возделываемых растений для аграрных технологий будущего и фундаментальных исследований может быть успешно решена.

В заключение мы должны еще раз констатировать хорошо известную истину, что успех в изучении частной генетики любого вида связан как с наличием–отсутствием фенетических и генетических коллекций, так и наличием стратегии проведения таких исследований. В связи с изменением приоритетов в изучении генетики пшениц и их сородичей на первое место выходит проблема сохранности генетических коллекций.

КЛАССИФИКАЦИЯ РОДА *TRITICUM* L.

Если не знаешь названий, то погибнет
и познание вещей.

К. Линней [1989, с. 143]

Таксономия¹ большинства сельскохозяйственно важных культур в настоящее время являет собой довольно искусственную систему, призванную в первую очередь отвечать запросам сельскохозяйственной практики: тщательно и полно разработанные классификации видов культурных растений важны при подборе пар для скрещивания, для прогнозирования успешности–неуспешности интрогрессии полезных для человека признаков из видов-сородичей, для сертификации сортов. Кроме того, они важны для коллекционирования, сохранения и оценки биоразнообразия [Waines J.G., Barnhart D., 1990], а возможно, и для оценки безопасности получения трансгенных растений, так как показано, что от них возможен перенос генов в дикие виды-сородичи (см., например, обзор N.C. Ellstrand [2003b]). Тщательность разработки внутривидовых классификаций важна не только при решении вопросов эффективного сохранения биоразнообразия, происхождения, но и для изучения филогении того или иного вида возделываемых растений [Goncharov N.P., 2011].

Цель современной таксономии – создать такую классификацию, которая отражала бы и филогенез, и генетическую структуру видов. Целью классификации культурных растений является наиболее полное описание всех существующих крупных и мелких форм [Синская Е.Н., 1968]. Это обусловлено прежде всего удобством использования такого деления как в экспериментальной работе, так и при селекции и апробации сельскохозяйственных культур. Очень часто вопросы “какой материал?” и “насколько подробно изучать?”, определяют “глубину” его экспериментальной проработки, а следовательно, успех всей последующей исследовательской работы. Поэтому крайне необходимо, чтобы внутривидовая таксономия правильно отражала и естественную дифференциацию рода, и взаимосвязи между видами [Дорофеев В.Ф., 1985]. В то же время у большинства сельскохозяйственно важных культур до сих пор однозначно не

¹ Таксономия (от греч. *táxis* – расположение, строй и *nómos* – закон) – раздел систематики, теория и практика классификации организмов. Термин предложен в 1813 г. швейцарским ботаником О.П. Декан্ডолем (1778–1841). Традиционно методы систематики основаны на выявлении сходства между организмами, определении гомологичности их признаков и общности происхождения. Довольно часто “систематика” и “таксономия” используются как синонимы, что не совсем верно и не всегда целесообразно (см. ниже).

определены ни объем рода, ни объем вида. Проблема укрупнения–дробления таксонов – извечная проблема систематики не только возделываемых растений, хотя у них она проявляется и более контрастно. В систематике культурных злаков тенденция укрупнения характерна для современных западных систематиков, в то время как дробления – для отечественных и восходит к линии Ф. Кёрнике–Р.Э. Регель². Первый работал старшим садовником СПб. Имп. Ботанического сада (ныне Биологический институт РАН), второй – зав. Отдела прикладной ботаники и селекции Ученого комитета Главного управления земледелия и землеустройства (ныне ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова) [Гончаров Н.П., 2007а, 2009].

В практической деятельности целесообразно различать понятия “систематика”, “таксономия”, “классификация” и “номенклатура”. Систематика – раздел биологии, призванный создать единую стройную систему живого мира на основе выделения системы таксонов и соответствующих названий, данных согласно правилам биологической номенклатуры. Одна из основных задач систематики – распределение (классификация) множества организмов по группам (*таксонам*). Таксономия – учение о классификациях, структуре таксонов и признаках. Классификация³ – процесс группировки объектов по сходству и родству в соответствии с наличием у них общих признаков, т. е. разбиение любого множества (класса) объектов на подмножества (подклассы). При этом и сама таксономия является аспектом метаклассификации. Номенклатура – система правил (регламентация) присвоения имен биологическим объектам.

Приведем два обобщающих рисунка из работы С.В. Мейен, Ю.А. Шрейдер [1986]⁴, пытавшихся формализовать общие понятия систематики (рис. 4.1, 4.2).

² Ч. Дарвин [1939] считал, что “систематическая единица, обозначаемая нами как вид, в действительности состоит из многочисленных мельчайших систематических (разрядка наша – Н.Г.) единиц” (с. 300–301).

³ А.А. Любищев [1982б] под классификацией подразумевал понятие, объединяющее систематизацию и регистрацию.

⁴ С использованием идей С.В. Мейена и Ю.А. Шрейдера были предприняты попытки формализовать основные понятия систематики. Класс индивидов – таксон, класс частей – мерон. Теория выделения таксонов – таксономия, теория выделения архетипов – мерония [Мейер С.В., 1984]. При этом любое упорядоченное множество можно рассматривать как алгебраическую категорию (так называемую тонкую категорию), где из А в В существует не более одной стрелки и только тогда, когда А меньше или равно В. В этом смысле следует понимать определения изменчивости архетипа и таксономии, это контравариантные функторы из тонких категорий, которыми являются временной ресурс и таксономическая структура. Стрелка из таксона А в таксон В существует только тогда, когда А является подтаксоном В. *Архетип* – объект некоторой (алгебраической) категории конечных алгебраических систем (набор предикатов и функций авторами не уточняется). *Временной ресурс* – конечное линейно-упорядоченное множество. *Изменчивость архетипа* – контравариантный функтор из временного ресурса в категорию архетипов. *Таксономическая структура* – некоторое фиксированное конечное (частично) упорядоченное множество. *Таксон* – элемент таксономической структуры. *Мерон* – элемент архетипа. *Таксономия* – контравариантный функтор из таксономической структуры в категорию изменчивостей архетипов. *Состояния некоторого мерона t в архетипе T можно интерпретировать как корреспонденцию некоторого другого архетипа.*

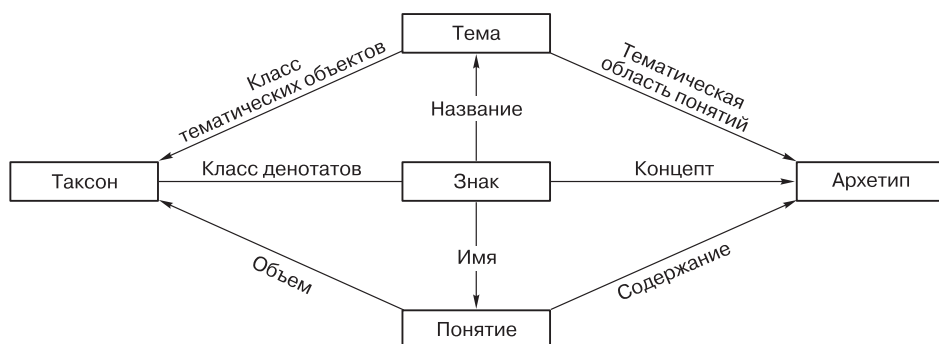


Рис. 4.1. Схема соотношений между понятием и его "окружением" (из: [Мейен С.В., Шрейдер Ю.А., 1986]).

Классификация прежде всего должна быть удобной для пользователя. Причем как для профессионала, так и для новичка-студента. Например, одной из причин, почему не прижилась классификация культурного ячменя Ф.Х. Бахтеева [1953], является то, что основным признаком в ключе первого ветвления стоит "число рядов клеток в алейроновом слое". Для систематиков-зоологов уже давно очевидно, что "...практический система-



Рис. 4.2. Соотношение между таксономией и мерономией (из: [Мейен С.В., Шрейдер Ю.А., 1986]).

Таксон (идеальный) характеризует объем понятия – множество, или класс, всех мыслимых объектов, которые можно назвать именем этого понятия. Имя таксона совпадает с именем понятия во множественном числе. Содержание понятия – это архетип, присущий каждому из объектов таксона, который при исследовании понятия проявляется как синдром признаков, по которым понятие можно членить и где мерон – класс частей. (При этом таксономия классифицирует множества, мерономия эти множества расчленяет.)

тик не может пользоваться цитологическими признаками для определения музейных экземпляров [Любищев, 1982а, с. 102]. Систематикам возделываемых растений еще предстоит уяснить, что основным критерием вида считается четко выраженный хиатус между видами, где *species* – внешность.

4.1. ПРОБЛЕМА ВИДА У КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Литература, посвященная проблеме вида, богата и очень разнообразна. Практически никто из систематиков не обошел ее своим вниманием. История вопроса довольно подробно рассмотрена В.Л. Комаровым [1940] и доведена практически до наших дней в работе А.В. Положий [2001]. Не углубляясь в философские и методологические вопросы, рассмотрим лишь те аспекты проблемы, которые нам необходимы для дальнейшего обсуждения затрагиваемых проблем ревизии системы рода *Triticum* L.

Одна из старейших концепций вида – типологическая – восходит к работам Платона и Аристотеля. В ней главным критерием является внешнее сходство или отличие организмов. Описание включает в себя характеристику признаков особи (образца), легко различимых глазом или измеряемых без особых трудностей; эти признаки должны четко наследоваться и явно проявляться при различных условиях внешней среды. Признаком в таксономии называют любую деталь структуры организма или же какую-либо характерную черту его жизнедеятельности, учитываемую сравнительной анатомией, физиологией и т. д. Разграничение между видами, подвидами и разновидностями, считал В.Л. Комаров [1940], является одним из основных затруднений в систематике и, к сожалению, регламентации не поддается⁵. А поскольку определение вида не поддается регламентации, то, следовательно, если объективные критерии не работают, то мы, по мнению Б.М. Медникова [1989], приходим к прагматическому определению: “вид – это то, что считает видом компетентный специалист по данной группе” (с. 134)⁶. Таким образом, как справедливо замечает А.А. Назаренко [2001], “на смену концепции вида должна прийти единая конвенция (разрядка наша – Н.Г.) вида” (с. 180). И хотя часть систематиков категорично считают, что никакая работа в области систематики невозможна без ясного представления, что такое вид (см., например, В.Г. Гептнер [1947]), попытаемся подойти к ней от обратного – от системы рода. Систематика вырастает из системы флор и, как справедливо отмечал Э. Майр [1947], “создается впечатление, что все заключения и общие закономерности, выведенные при изучении систематического материала, в значительной мере зависят от характера этого материала...” (с. 28). Огромное разнообразие пшениц и их сородичей на территории бывшего СССР,

⁵ Заметим, что для высших таксономических категорий, как то “семейств”, “порядков”, “классов” и т. д., пока также нет удовлетворительного определения.

⁶ Ранее схоже высказывался Ч. Дарвин [1959]: “...при разрешении вопроса, следует ли известную форму признать за вид или за разновидность, единственным руководящим началом является мнение натуралистов, обладающих верным суждением и большой опытностью” (с. 303).

наличие в стране мировой коллекции ВИР создавали и создают благоприятные условия для проведения таких работ.

К. Линней единственным критерием вида считал комплекс морфологических признаков, по которым виды можно успешно различать. Для определения видов он в “*Species plantarum...*” [Linnaeus C., 1753] использует признаки (отличия) трех ступеней, ранее рекомендованные им для характеристики родов (§ 186) [Линней К., 1989]:

1) существенные (§ 187) – наиболее существенные признаки родов, отличающие его от других родов;

2) искусственные (§ 188) – признаки рода, специально избранные для отличия этого рода от других родов в искусственной системе⁷;

3) естественные (§ 189) – все возможные признаки рода с включением отличий и существенных, и искусственных.

Так как и основные термины, и описательные приемы заимствованы К. Линнеем из логики, в последующих работах таксономистов бесконечно обсуждается вопрос, “в какой мере принятые им категории отвечают действительным отношениям растений в природе”⁸. Исходя из этого, как справедливо замечает Е.Г. Бобров [1970], вид – категория прежде всего формально-логическая. Вероятно, поэтому все попытки дать ей всеобъемлющее биологическое определение заканчиваются безуспешно (см., например, Р.Э. Регель [1917], Н.И. Вавилов [1931a], В.Л. Комаров [1940], А.Л. Тахтаджян [1984] и др.). К настоящему времени, как подсчитал P.L. Mayden [1997], предложено не менее 22 концепций вида и их основных модификаций и, вероятно, это еще не предел, в том числе и для поддерживаемого генетиками определения “биологического вида” как объединения генов, неспособных смешиваться с соседними объединениями [Smith H.M., 1958]. Концепция биологического вида являет собой некий компромисс между

⁷ Интересно, что в это время К. Линней, придерживаясь концепции неизменности видов, тем не менее считал свою систему искусственной, а не естественной. Несмотря на то что есть мнение, будто любая система искусственная, существует тенденция к поиску методов и выдвигению гипотез, которые позволяли бы получать естественные классификации. Филогенетическая система, или естественная, в основе которой лежит установление родственных (генетических, эволюционных) связей между организмами, и практическая, или искусственная, цель которой – выявление степени сходства между организмами для быстрой их идентификации и установления принадлежности к определенным таксонам. Хотя есть и довольно курьезные определения, например, по мнению Е.Г. Боброва [1970], систематика – это естественная классификация на основе филогенеза, т. е. классификация плюс филогения, поэтому она должна использовать филогенетическую концепцию вида, в то время как искусственная классификация – биологическую.

⁸ Л.Я. Боркин [2009] проанализировал изменение во взглядах К. Линнея соответствия признаков разного уровня таксономическим рангам. В 10-м издании “*Species plantarum...*” империя природы распадается на три царства, классы соответствуют провинциям, отряды – территориям, роды – приходам, виды – сельским общинам, разновидности – жилищам [Linnaeus C., 1758]. Хотя ранее в 1751 г. в этих аналогиях К. Линней [1989] считал, что класс географически соответствует царству, порядок – провинции, род – территории, вид – округу, а разновидность – селению. Таким образом, произошло снижение рангов “по площадям”.

политипической и монотипической концепциями вида. Тем не менее, как справедливо заметил П.М. Жуковский [1967], даже в “многослойной формулировке [понятия вида. – Н.Г.] не может быть достаточной ясности и точности ибо бывают исключения и особые случаи” (с. 1530).

В вопросе определения вида у растений много неясных и спорных положений. В настоящее время уже всем очевидно, что определение вида различно для животных и для растений. Более того, и для высших растений универсальная формулировка определения затруднена: она различна для самоопылителей и перекрестников, для растений с агамным и прогамным типом развития, для аллополиплоидных и диплоидных видов и т. д. Критерии определения “вида” у цветковых растений различны для дикорастущих и для культурных растений [Юзепчук С.В., 1961; Гончаров Н.П., 2007б]. Причем значительная часть последних не может не только занимать ареалы, но и существовать в естественных условиях без поддержки (возделывания) человеком. Человек может произвольно менять их ареалы, вводя в культуру одни виды и прекращая культивирование других. Среди них, как и среди видов дикорастущей флоры, есть виды “хорошие” и есть – “сомнительные”.

В последнее время ботаниками предпринимались попытки обозначить проблему определения вида [Проблема..., 1958; Эволюционная биология..., 2001], хотя и не так часто, как она того заслуживает. Между тем исследователям необходим инструмент, позволяющий дать более или менее естественную и удобную для описания существующего разнообразия систему того или иного рода, соответствующую общему развитию науки.

Заметим, что затруднения с определением вида не помешало Ч. Дарвину [1939] создать теорию происхождения видов посредством естественного отбора⁹.

Другая неразрешимая проблема систематики – построение естественной системы видов. Никогда никакой вид не был подвергнут сплошному обследованию, т. е. не был исследован во всех своих индивидуумах [Алексеев В.П., 1985]. Систематики оперируют результатами выборочных об-

⁹ «Несомненно, что дарвиновское “Происхождение видов” отвлекло внимание от вопроса, как собственно образуются виды» [Пеннет Р., 1913, с. 12]. Проблема видообразования в начале прошлого века усилиями “мутационистов” Г. де Фриза [1932] и С.И. Коржинского [1899а, б], казалось бы, получила “простое” решение. И в теории мутаций Г. де Фриза, и в теории гетерогенеза С.И. Коржинского “элементарные виды” возникают одним скачком, без постепенного накопления “невидимых” изменений и без какого-либо участия естественного отбора. Каждая новая мутация порождает новый вид. При таком варианте видообразования не требуется ни борьбы за существование, ни изоляции. Я.П. Лотси [1914] в своей теории эволюции путем гибридизации, отрицая видообразующее значение мутационного процесса, рассматривал вид как абсолютно гомозиготное образование: “...мыслима ли вообще эволюция при постоянстве вида?” (с. 117). Новые виды возникают только “путем скрещивания”, в результате которого образуются лишь новые комбинации уже имеющихся у родительских форм зачатков. Если эти комбинации гетерозиготны, то в результате их последующего расщепления возникают новые постоянные гомозиготные виды.

следований, по которым они судят о виде в целом, т. е. заняты таксономией выборки, хотя ими и декларируется, что задачей является таксономия генеральных выборок. В.П. Алексеев [1985] считает, что справедливость любой таксономической системы не может быть проверена в эксперименте и что таксономические взаимоотношения генеральных совокупностей и выборок ненаблюдаемы и не могут быть оценены математически. Следовательно, они представляют собой мысленную конструкцию большей или меньшей степени абстракции. Он также полагал, что принцип ненаблюдаемости по отношению к любой таксономии очевиден, а с ним вместе очевидна и исключительная роль теоретических обоснований исходных положений, заложенных в основу таксономической системы, предшествующих ей знаний. Нам представляется, что в таксономии возделываемых (культурных) видов растений ситуация несколько иная. Имея генеральную совокупность (коллекции генбанков мира), всегда можно сделать из нее репрезентативную выборку¹⁰, а следовательно, перейти от выборочных оценок к генеральной оценке совокупности. Однако непреодолимая неполнота информации возникает, как только мы в систему возделываемых видов включаем дикие виды и(или) их диких сородичей, и в данном случае на передний план опять выходят проблемы таксономии дикорастущей флоры. В.Л. Комаров [1931] пишет, что “с одной стороны, у нас не может быть сомнения, что культурные растения происходят от дикорастущих; с другой – мы в очень многих случаях дикорастущими их не находим” (с. 49). Поэтому мы, отдавая себе отчет в том, что таксономия возделываемых видов растений несколько отличается от таковой дикорастущей флоры¹¹, тем не менее в дальнейшем будем учитывать все проблемы и работы последней, т. е. постараемся использовать знания, наработанные всем консорциумом ботаников.

Н.И. Вавилов [1931a] рассматривал вид как полиморфную, состоящую из линнеонов¹² и жорданонов систему. И если К.А. Фляксбергер [1935]

¹⁰ А часто и подсчитать необходимый для нее объем. Приведем пример из работы Г.Н. Зайцева [1990]. Требуется оценить длину вегетационного периода у совокупности сортов ячменя. Допустим, что у этой культуры всего существует 2 тыс. сортов; из предыдущих расчетов известно, что в этой совокупности для выборки $N = 214$ среднее квадратическое отклонение равно 6,07 дня. Приняв допустимую погрешность определения средней арифметической $\Delta = 1$ день, при $t = 1,96$ получим искомую выборку в 132 сорта. То есть для изучения продолжительности вегетационного периода всей совокупности сортов ячменя достаточно взять выборку в 132 образца при условии их случайного отбора.

¹¹ Кроме того, полиморфизм по морфологическим признакам многочисленных сортов у значительного числа культурных видов таков, что часто эти формы «можно признать куда более “самостоятельными видами”, чем некоторые дикорастущие формы, бесспорно считающиеся видами» [Губанов И.А., 1978, с. 14]. Однако традиционно объем видов возделываемых растений исследователи понимают широко и часто неоднозначно.

¹² Линнеон – вид в “широком смысле” состоит из жорданонов (элементарных видов, или обособленных рас). В настоящее время эти термины употребляются крайне редко.

считал, что любая классификация пшениц в первую очередь является “пособием для определения пшениц земного шара, в котором приводится все их мировое разнообразие” (с. 22), то Н.И. Вавилов полагал, что “вид как понятие нужен не только ради удобства, а ради действительного познания сущности эволюционного процесса” [Вавилов, 1931а, с. 134]¹³. Всесторонний охват проблемы вида – одна из сложнейших проблем филогенеза [Розанова М.А., 1946]. Остановимся несколько подробнее на приложимости вавиловской концепции линнеевского вида как системы. При этом для нашего рассмотрения неважно, что предложенная Н.И. Вавиловым [1931а] концепция линнеевского вида как системы не была воспринята положительно многими ботаниками его современниками, в том числе и крупнейшим советским ботаником того времени В.Л. Комаровым [1931]. Заметим, что концепция линнеевского вида как системы Н.И. Вавилова [1931а] в совокупности с системой возделываемых растений F. Körnike [1885], используемой в Отделе прикладной ботаники и селекции со времен Р.Э. Регеля [Фляксбергер, 1908], позволила Н.И. Вавилову и его сотрудникам описать все существующее внутривидовое многообразие большинства сельскохозяйственно важных культур, установить границы изменчивости в таксонах разного уровня, т. е. определить “дифференциал видов”, а в последующем и “мобилизовать потенциал наследственной изменчивости” для решения проблем селекции и растениеводства в целом.

Итак, термин “вид” у культурных растений есть нечто неопределенное [Гончаров Н.П., 2007б]. У них он – не низшая и не всегда основная таксономическая единица [Синская Е.Н., 1961]. Считается, что у дикорастущих растений вид монофилитичен, т. е. происходит от какого-либо определенного предкового вида, у культурных – возможны варианты. Например, космополит люцерны посевная *Medicago sativa* L. sensu lato объединяет несколько близких видов, которые были введены в культуру в нескольких местах независимо друг от друга [Синская Е.Н., 1969]. В то время как, например, два вида крестоцветных редис и редька произошли от одного общего предкового вида *Raphanus raphanistrum* ssp. *sativus* (L.) Domin (=syn. *R. aphanus gayanus* G. Don.). В обзоре В.Л. Комарова [1931] показано, что для многих форм культурных растений мы не нашли до сих пор диких предков, и никогда и не найдем их, так как часто в культуру человеком вводилось не одно растение, а несколько близких видов, при этом огромное значение имел процесс гибридизации, подхватываемый бессознательным отбором¹⁴. Дробность классификаций возделываемых растений обусловлена наличием у них значительного внутривидового полиморфизма. При этом на практике часто используется растениеводческий термин

¹³ При этом при описании биоразнообразия возделываемых растений проблема вида так и осталась неразрешенной [Синская, 1961; Дорофеев и др., 1979; Конарев, 1991б].

¹⁴ Под бессознательностью следует понимать только нашу меру незнания протекавших при этом процессов. Древний селекционер успешно domesticiровал все основные сельскохозяйственные культуры.

“культура”, а не ботанический термин “вид”. Культура может быть представлена как одним видом, например, лен (*Linum usitatissimum* L.), так и несколькими, например, пшеница (*Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf., *T. monosocum* L. и др.).

В одной из своих лекций Н.И. Вавилов обратил внимание на отличие отечественного метода, специфической особенностью которого является введение так называемого дифференциального ботанико-географического метода, так как в отношении культурных растений нас интересуют не только ареалы видов и родов, но прежде всего составляющие виды, разновидности и расы. Крупные открытия, выпавшие на долю советской науки, обуславливаются именно нетронутостью этой области, считал Н.И. Вавилов. В качестве примера применимости подхода к линнеевскому виду как системе он рассматривает классификацию пшениц [Вавилов Н.И., 1931a]: «...условность категорий и в то же время несомненные факты действительного существования “видов” можно проследить на примере сравнительно хорошо изученной культурной и дикой пшеницы» (с. 131). Рассмотрим, как изменилась ситуация с познанием рода *Triticum* L. в настоящее время.

Объем рода *Triticum*. Основные классификации рода *Triticum* взаимоисключающие [Фляксбергер К.А., 1935; Дорофеев В.Ф. и др., 1979; Bowden W.M., 1959; Löve A., 1984; MacKey J., 2005; Goncharov N.P. et al., 2009]. Происхождение полиплоидных видов пшениц в результате гибридизации дикой пшеницы с диплоидными видами рода *Aegilops* L. привело некоторых систематиков к идее включения в систему рода *Triticum* рода *Aegilops* [Bowden W.M., 1959] или только его секции *Sitopsis* (Jaub. et Spach) Zhuk. [Chennaveerai M.S., 1960], т. е. *Ae. speltoides*, *Ae. bicornis* (Forsk.) Jaub. et Spach, *Ae. sharonensis* Eig и *Ae. longissima* Schweinf. et Muschl., с той или иной вероятностью в то время считавшихся потенциальными донорами генома В полиплоидных видов пшениц. Заметим, что в основных классификациях рода *Triticum* отсутствует единство критериев для выделения диких и возделываемых (культивируемых) видов, а также их эффективное разделение на виды. Кроме того, наличие искусственно созданных амфиплоидов с неопределенным таксономическим статусом еще более усложняет ситуацию [Goncharov N.P. et al., 2007]. В настоящее время не поддается регламентации местоположение в системе трибы *Triticeae* ряда межродовых гибридов, таких как $\times$ *Tritordeum* Aschers. et Graebn., $\times$ *Haynaticum* Zhuk. и *Triticum* $\times$ *agropyrotriticum* Cicin. Более того, таксономический статус двух последних спорен. Не определен ботанический статус всех межродовых гибридов пшениц с эгилопсами, имеющими иные, чем у естественных видов пшениц, геномы, как то 56-хромосомный амфиплоид с геномом $C^u C^u M^o M^o BBA^u A^u$, созданный в результате скрещивания *Ae. geniculata* Roth [= *Ae. ovata* auct. non L.] с *T. dicoccoides* и *Ae. geniculata* с *T. durum* var. *arraseita* (Hochst. ex Körn.) A. Filat. и названный *Aegilotriticum* Tschermak [Tschermak von E., Bleier H., 1926] (см. рис. 3.16) и ряд других. Межродовые гибриды пшениц с эгилопсами чаще всего являются, по крайней мере по внешнему виду, больше эгилопсом, чем пше-



Рис. 4.3. Амфиплоид KU 211-1 (А) и созданный E.R. Sears в 1954 г. амфиплоид KU 211-2 (Б) (оба – геном AADD).

ницей (рис. 4.3). И, вероятно, должны быть включены в систему рода *Aegilops*. А это уже вопрос выходящий за рамки данной работы. Одни из них оказались недостаточно фертильными, чтобы сохраниться в генбанках в живом виде, другие не были описаны и переданы в гербарии. Среди них созданные Е.Г. Жировым, Т.К. Терновской [1984] гексаплоидные формы, полученные в результате замещения генома D мягкой пшеницы на геномы различных видов *Aegilops* секции *Sitopsis*. По этой причине границы рода *Triticum*, как и ряда других родственных им родов, не определены [Bowden W.M., 1959; Chennaveerai M.S., 1960; MacKey J., 1966; Löve A., 1984; Дорофеев В.Ф. и др., 1979]. J. MacKey [1966] включил в род *Triticum* *Triticale* Müntzing

($\times$ *Triticosecale* Wittm.), разделив ее, согласно уровням пloidности, на два вида – гекса- ($2n = 42$) *Triticum turgidocereale* (Kiss) MK¹⁵ и октоплоидную ($2n = 56$) *T. rimpaii* (Wittm.) MK¹⁶ и *Agropyron* [= *Thinopyrum*]. В последующем он отказался от этой идеи [Мак Кей Дж., 1989]. Однако через пятьдесят лет опять к ней вернулся [MacKey J., 2005]. Хотя, с нашей точки зрения, ему следовало бы вернуть статус рода гибридного происхождения¹⁷. Несмотря на важное место *Triticale* как единственного широко возделываемого рукотворного вида, проблема классификации экспериментально полученных “искусственных” видов с нехарактерным для “естественных” видов рода пшениц сочетанием элементарных геномов пока неразрешима. Заметим, что до настоящего времени, кроме *Triticale*, ничего значимого, с агрономической точки зрения, не получено, более того, такие формы, за исключением *T. $\times$ agropyrotriticum* Cicin [Цицин Н.В., 1960] и, вероятно, *Tritordeum* ($\times$ *Tritordeum* Aschers. et Graebn.), не используются в селекционном процессе и как доноры селекционно-значимых признаков.

¹⁵ Согласно ICBN, имя автора в латинском варианте должно писаться Mackey.

¹⁶ K. Hammer et al. [2011] описали как вид рода *Triticum* тетраплоидную *Triticale*, а именно $\times$ *T. semisecale* (MacKey) K. Hammer et A. Filat.

¹⁷ ICBN не дает этой синонимии.

В вопросе увеличения числа родов у пшеницевых нам кажется правильной точка зрения, что “нет никаких причин объявлять и называть новый род, если пшеница была скрещена с каким-либо более далеким родственником. Если получится стабильный агрономически значимый тип из таких широких скрещиваний, он наверняка будет похож на пшеницу и будет подвергаться дальнейшей рекомбинации внутри схемы, предложенной для *Triticum*” [Мак Кей Дж., 1989, с. 174] (Цитата уточнена нами по представленному в редакцию оригиналу. – Н.Г.). И хотя мы придерживаемся точки зрения, что каждый искусственно созданный амфиплоид должен иметь не только собственное имя, но и свое место в системе своих родов [Гончаров Н.П., 2002], данные межродовые гибриды имеют статус “летучих голландцев”.

Относительно дробления рода *Triticum* на несколько родов см. работы N. Seringe [1841], E. Alefeld [1866], Jur. Philiptschenko [1930], M.S. Chennaveeraiah [1960] и др.

Объем вида в роде *Triticum*. Отсутствие достаточного критерия вида – одна из основных причин разногласий между тритикологами при выделении и определении их числа у пшениц. Хотя используемые ими критерии и обычны для систематики растений, а именно: морфологические (реже анатомо-морфологические), эколого-географические, кариологические, биохимические, цитогенетические, а в последнее время и молекулярно-биологические. Основное противоречие при установлении объема вида – необходимость соединить ботаническое описание пшениц и удобство применения такой таксономии на практике. Как образно заметил К.А. Фляксбергер [1935], любая классификация пшениц в первую очередь является “пособием для определения пшениц земного шара, в котором приводится все их мировое разнообразие” (с. 22). При этом морфологическая концепция вида превалирует над остальными [Розанова М.А., 1946], и ее критерии являются основополагающими. Это обусловлено в том числе и ее удобством для “пользователей”, так как виды, особенно возделываемые, должны быть легко различимы на практике и не только специалистами-ботаниками. Однако наличие разных школ и ограниченные, нерепрезентативные выборки видов, хранящихся в большинстве зарубежных генбанков, не позволяют систематикам разных школ не только прийти к консенсусу, но часто и найти точки соприкосновения¹⁸. До настоящего времени в систематике возделываемых растений, как и в систематике вообще, уживаются две диаметрально противоположные точки зрения. Согласно первой, виды реальны и действительно существуют в природе, согласно другой, вид – это абстрактное понятие, необходимое человеку для удобства классификации объектов природы. В первом случае со времен

¹⁸ Например, у картофеля параллельно существуют две системы (классификации) – С.М. Букасова [1971] и J.G. Hawkes [1963]. У пшеницы их несколько больше [Дорофеев В.Ф. и др., 1979; M. van Slageren и др., 1994; Goncharov N.P., 2011; MacKey J., 2005]. В настоящее время возникает опасность, что объем и число видов будут “зависеть от уровня квалификации исследователя данной таксономической группы” [Куприянов А.Н., 2001, стлб. 188].

О.П. Декандоля, систематики пытаются строить “естественные” классификации, во втором – они считают, что единственный выход – это принятие объема вида посредством “консенсуса”, т. е. считать видом то, что специалисты по данной группе растений определили за таковой. Ни в “International code of botanical nomenclature” [Международный кодекс..., 2001; McNeill J. et al., 2006], ни в “International code of botanical nomenclature for cultivated plants” [Brickell C.D. et al., 2009] не рассматривают проблемы классификации культурных растений в комплексе, тем не менее “существование” видов не может зависеть от тщательности разработки вопросов регламентации. Более того, в качестве примера видообразования у культурных растений до сих пор из редакции в редакцию “Международного кодекса ботанической номенклатуры” кочует не только устаревшая полвека назад, но еще и с грубыми ошибками, схема происхождения мягкой пшеницы (см. [Международный кодекс..., 2001, НЗ, пример 3. с. 143]).

Наличие в роде *Triticum* одновременно дикорастущих и возделываемых, ди- и полиплоидных видов, различающихся еще и типами цитоплазм, привело к тому, что исследователи выделяют в роде виды “хорошие” и виды “плохие”, или “сомнительные”. К последним относят и виды-двойники с уже сложившейся репродуктивной изоляцией, но без эквивалентных морфологических изменений (например, гексаплоидный *T. zhukovskyi* ($2n = 42$) и тетраплоидный *T. timopheevii* ($2n = 28$) (рис. 4.4). Такая ситуация часто трактуется как результат незавершенности процессов видообразования. Возможно, к ним относятся и диплоидные дикие виды пшеницы *T. boeoticum* и *T. urartu* (рис. 4.5). Заметим, что последний вид был выделен из подвида *T. boeoticum* ssp. *thaoudar* (Reut. ex Hausskn.) Grossh. Происхождение возделываемых видов пшениц в результате амфилоидизации при участии интрогрессивной гибридизации еще больше затрудняет выбор

критериев для проведения эффективной дифференциации видов. Дикие гексаплоиды в природе не обнаружены, равно как и дикие голозерные (с легким обмолотом) тетраплоидные формы пшеницы [Дорофеев В.Ф. и др., 1979]. Имеется лишь четыре диких вида пшениц двух уровней плоидности (ди- и тетраплоидного) – дикие одно-



Рис. 4.4. Колосья *T. zhukovskyi* ($2n = 42$) (А) и *T. timopheevii* ($2n = 28$) (Б).

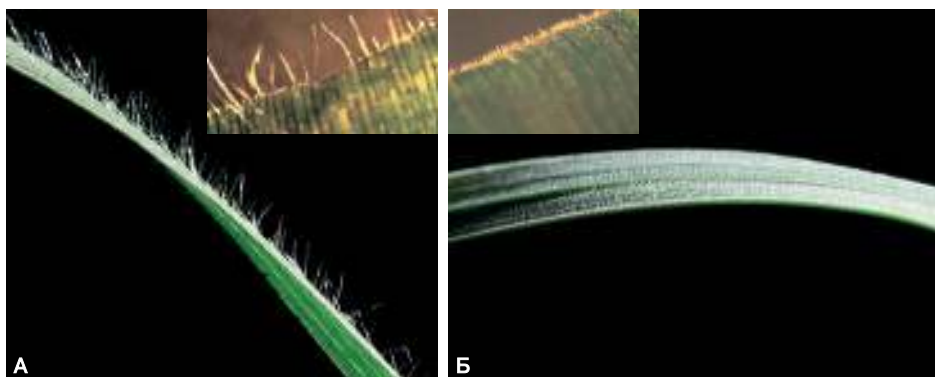


Рис. 4.5. Фрагмент листовой пластинки диплоидных видов *T. boeoticum* (А) и *T. urartu* (Б) (фрагменты с большим увеличением (вверху) из: [Filatenko A.A. et al., 2002; http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/GrainTax/Diploid_Wheat_Poster]).

зернянки *T. urartu* и *T. boeoticum* и дикие полбы *T. dicoccoides* и *T. araraticum* Jakubz., при этом природой было использовано только четыре элементарных генома А^u, А^b, В и G из 10, имеющих у диких диплоидных видов пшениц и эгилопсов. Первичный гексаплоид получен присоединением генома D *Ae. squarrosa* к обладающей геномом ВА^u тетраплоидной пшенице (рис. 4.6).

Выделение видов у пшениц. Внутривидовая обособленность и нескрещиваемость внутри рода *Triticum* обусловлена наличием у его представителей трех основных (если не считать искусственные амфиплоиды с геномной формулой DDAA, имеющие цитоплазму *Ae. squarrosa*) типов цитоплазм (рис. 4.7), а именно одного у диплоидных пшениц¹⁹ и двух модификаций цитоплазмы *Ae. speltoides* – у полиплоидных В- и G-геномных видов, а также трех уровней плоидности (ди-, тетра- и гексаплоидного²⁰), обуславливающих достаточно надежную межвидовую изоляцию в роде. Это позволило исследователям разделить род *Triticum* на несколько более мелких таксономических единиц. Чаще всего таковыми выступают секции. Но были предприняты попытки выделения двух подродов [Дорофеев В.Ф. и др., 1979] и нескольких групп видов [Morris R., Sears E.R., 1967].

Однако вопросы межвидовой изоляции и скрещиваемости в роде не так просты, как может показаться с первого взгляда. Некоторые виды близких родов могут скрещиваться с пшеницами, изредка давая плодovitое потомство. Наиболее характерный пример – рукотворный вид *Triticale*. При скрещиваемости диплоидных видов ($2n = 14$) с тетраплоидными ($2n = 28$) и гексаплоидными ($2n = 42$) также не получается фертильного

¹⁹ Правда этот один тип имеет две модификации – А и А2 [Tsunewaki K., 2009, 2010].

²⁰ Заметим, что имеется несколько искусственно полученных октоплоидов, и был создан в середине XX в., но не сохранился в живом виде, один декаплоид *T. borisovii* Zhebrak.

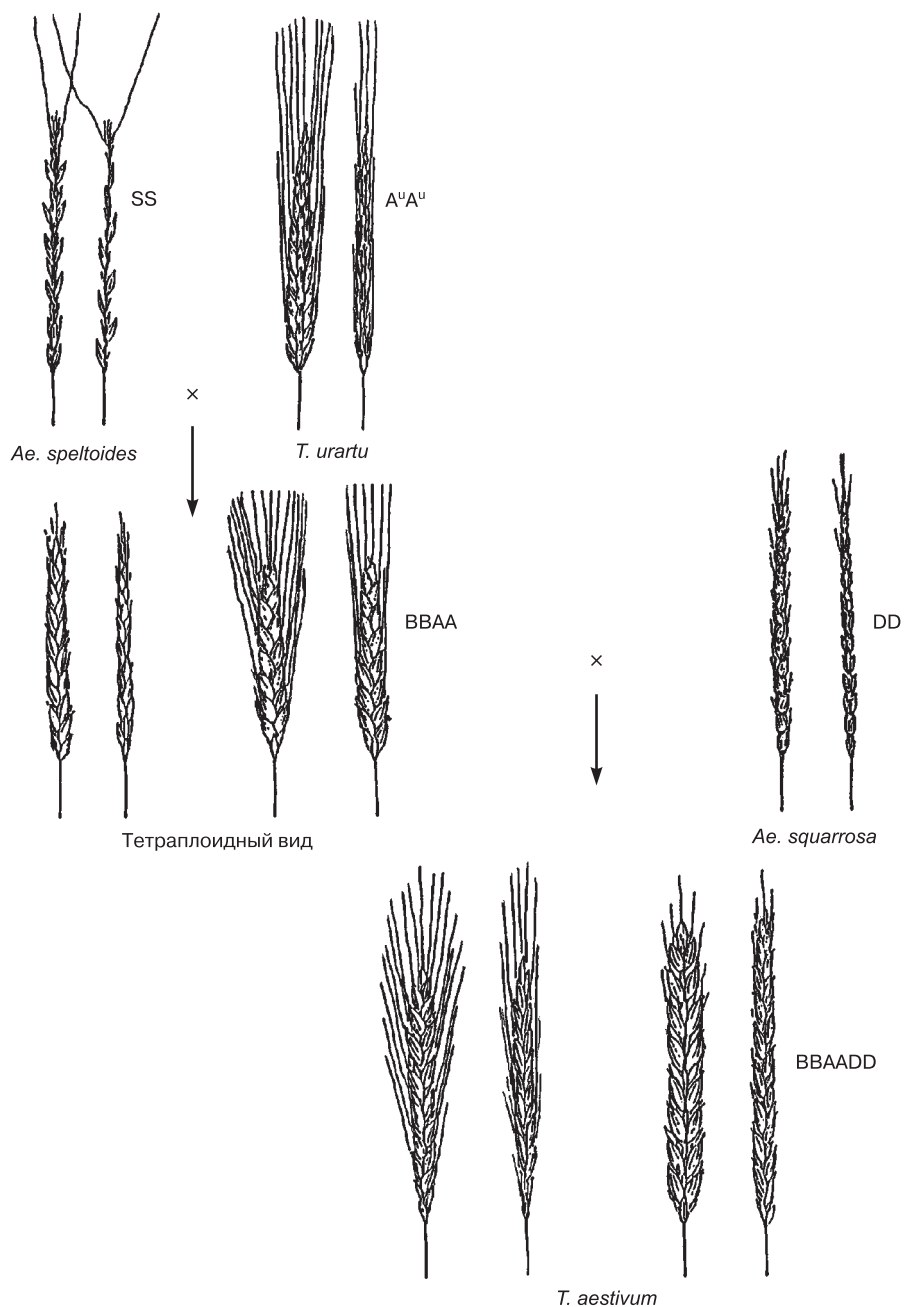


Рис. 4.6. Схема происхождения мягкой пшеницы.

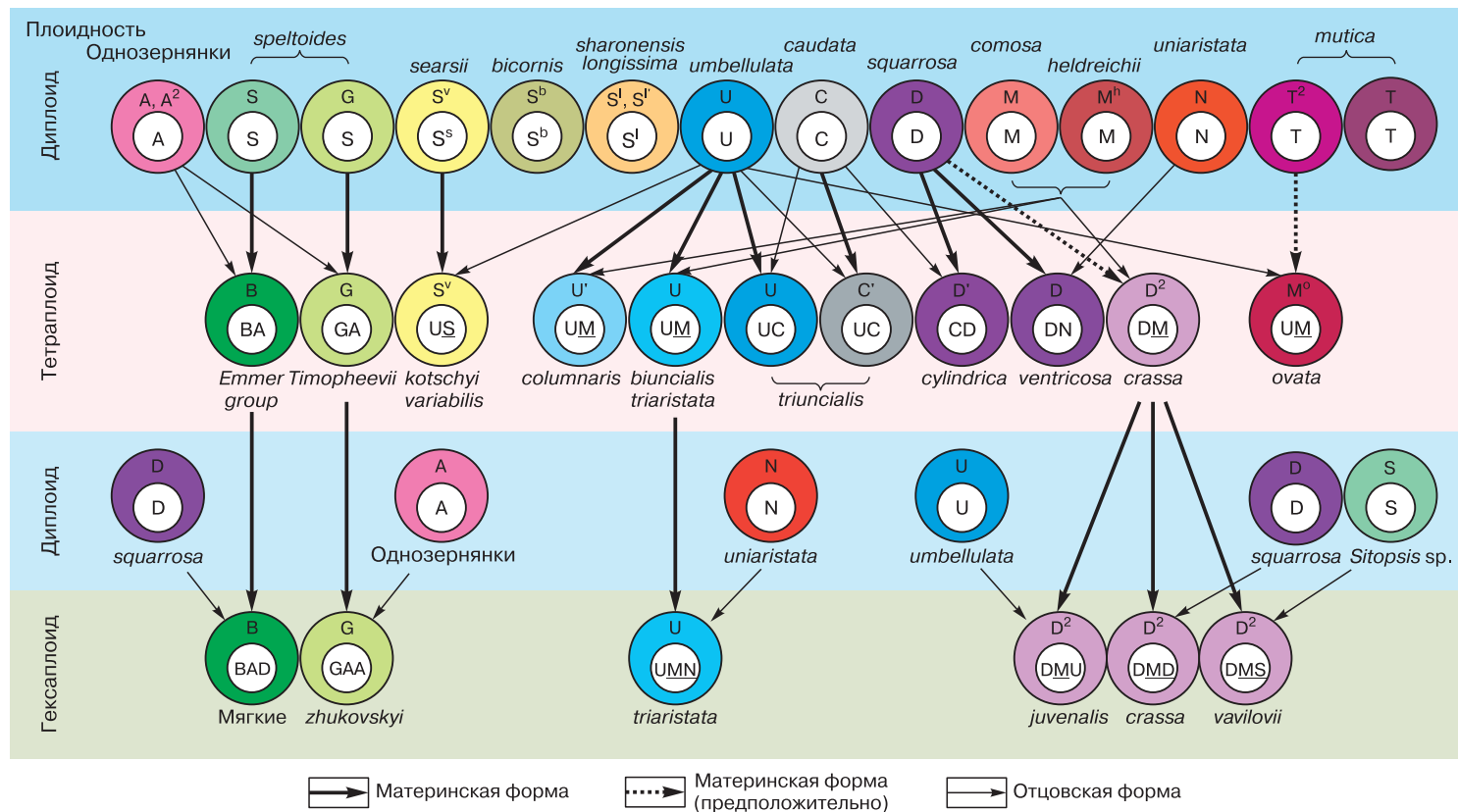


Рис. 4.7. Филогенетические отношения между ди-, тетра- и гексапloidными видами пшениц и эгилопсов на основе их геномов и плазмона (из: [Tsunewaki К., 2010]).

Внутренний и внешний круги – геном и плазмон соответственно. Модифицированные геномы подчеркнуты.

потомства. При репродуктивной изоляции у возделываемых видов-самоопылителей в расщепляющихся потомствах гибридные формы промежуточного типа обычно элиминируются²¹, что позволяет выделять виды пшениц при спонтанной гибридизации [Берлянд-Кожевников, Дорофеев В.Ф., 1976], если она изредка имеет место.

Как мы уже отмечали выше, при делении рода *Triticum* на секции в зависимости от уровня пloidности изолирующим фактором является не только уровень пloidности, но и наличие разных типов цитоплазм²², и межвидовые различия по числу хромосом. Число видов в системах рода *Triticum* разных авторов неодинаково [Дорофеев В.Ф. и др., 1979; Bowden W.M., 1959; Chennaveerai M.S., 1960; Goncharov N.P., 2011; MacKey J., 2005], и часто критерии, используемые для классификации рода вышеперечисленными авторами, спорные.

Полиплоидные виды родов *Aegilops* и *Triticum* представлены только аллополиплоидами, все автополиплоиды получены экспериментально [Дорофеев В.Ф. и др., 1979; Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., 1981]. Считается, что синтез новых видов, с нехарактерным для естественных пшениц сочетанием элементарных геномов, может облегчить перенос генетического материала от диплоидных видов к гексаплоидным [Зарубайло Т.Я., Таврин Э.В., 1972]. В то же время такие интрогрессии не описаны, и в вопросе ревизии системы рода *Triticum* проблема признания и классификации таких экспериментально полученных гибридогенных амфиплоидов занимает значительное место [Гончаров Н.П., 2005а; Goncharov N.P., 2005]. Если ряд видов пшениц различается только на основании немногих контрастных признаков [Дорофеев В.Ф. и др., 1979], то различия, обусловленные наличием целого генома, требуют пристального внимания и скрупулезного рассмотрения. Возделываемые виды пшениц способны существовать только при помощи человека. Вероятно, и характеризующие эти виды таксономически значимые признаки были “закреплены” у них не без его помощи. По этим таксономически значимым (классификационным) признакам любой из культурных видов пшениц, как то *T. monococcum*, *T. dicoccum* (Shuebl.) Schrank, *T. spelta* L. или *T. aestivum* L. из археологических раскопов каменного века или из современных коллекций, легко идентифицируется. Их внешний облик (*hiatus*) за тысячелетия интенсивного культивирования не изменился, и в настоящее время мы

²¹ Исключение – одна из линий, выделенная из октоплоидного вида *T. soveticum* с $2n = 42$.

²² Наличие трех цитоплазм в роде *Triticum* [Tsunewaki K., 1988, 2010] обуславливает целесообразность его деления на секции, выделяемые на их основе [Goncharov N.P., 2005]. Заметим, что полиплоидные виды пшениц, в том числе и искусственно полученные амфиплоиды, при молекулярно-биологических исследованиях плазмонах группируются в два кластера (рис. 4.8). Это подтверждает дифилетическое происхождение полиплоидных видов пшениц. В настоящее время *Ae. speltoides* признается большинством исследователей донором цитоплазмы для тетраплоидных пшениц как с геномом GGAA, так и с геномом BBAA [Ogihara Y., Tsunewaki K., 1988].

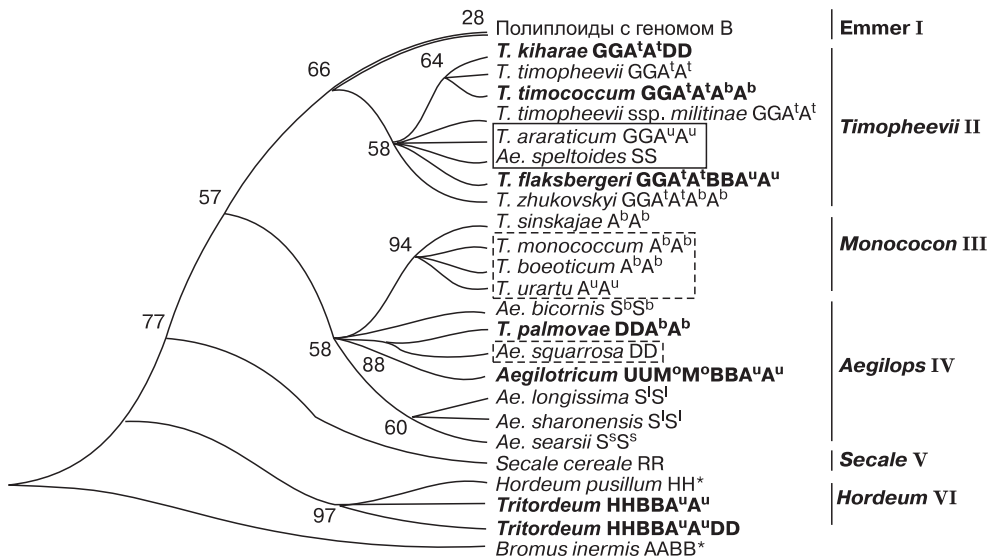


Рис. 4.8. Филогенетическое древо, построенное на основе сравнения нуклеотидных последовательностей гена *matK* с помощью метода соединения ближайших соседей (Neighbor-Joining) (из: [Golovkina K.A. et al., 2007], по: [Goncharov N.P. et al., 2008]).

Список видов эволюционной линии Emmer (см. Table 1 в работе К.А. Golovkina et al. [2007]). Виды, информация о последовательностях которых получена из GenBank, обозначены звездочкой. Рукотворные амфиплоиды выделены жирным шрифтом.

легко соотносим эти виды друг с другом. Прежде всего предстоит ответить на вопрос, связаны ли эти изменения с накоплением “малых” мутаций в процессе эволюции видов или с изменением олигогенов?

Наряду с категорией “вид” у пшениц выделяют “подвид”, “разновидность” и “форма” или “сорт” (последние – как низшие таксономические категории). Понятие “сорт (cultivar)” применяется только у возделываемых видов. К.А. Фляксбергер [1935] также выделял нелегитимные таксоны “proles” – потомство, поколение и “grex” – стадо, конгломерат форм. Это было связано с попыткой рассмотрения популяции как основной структурной единицы вида [Регель Р.Э., 1912]. Причем в качестве элементарной единицы Р.Э. Регель выделял “формационный вид” (рис. 4.9), определяемый им как совокупность генетически обусловленных форм, су-

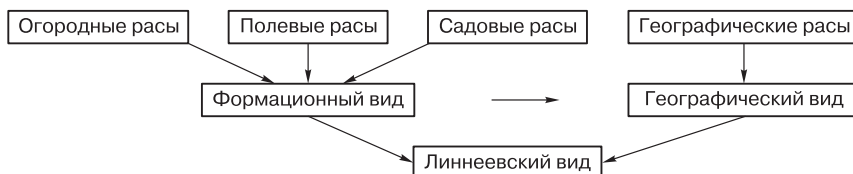


Рис. 4.9. Популяционная структура вида по Р.Э. Регелю.

ществующих в одном и том же локальном местообитании²³. Формы, одинаково приспособленные к условиям заселяемого ими местообитания, имеют определенный более или менее одинаковый приспособительный фенотип, что позволяет выделять их в особую таксономическую категорию “формационный вид”. Следует заметить, что впервые поставленный более 100 лет назад Р.Э. Регелем [1905] вопрос о желательности соглашения об употреблении терминов “вид”, “разновидность”, “раса, или порода” и “сорт” в применении к возделываемым растениям так и не получил своего разрешения. И если Ч. Дарвин [1939] писал о необходимости изучения многих экземпляров одного вида, то в настоящее время большинство генбанков мира не обладает полными коллекциями даже видов пшениц. Это связано не только с отсутствием достаточного критерия вида у пшениц и различными подходами к их выделению, но и с репрезентативностью имеющих в их распоряжении коллекций. В настоящее время к проблемам “ботаническим” добавились проблемы экономические и политические. В последнем случае проблемы сохранения биоразнообразия возделываемых видов связаны с принятыми в некоторых странах законами об ограничении или полном запрете экспорта образцов тех или иных видов аборигенной культурной и дикой флоры. Это также ограничивает не только возможность получения репрезентативных выборок видов пользователями генбанков, но и не позволяет большинству западных исследователей представить себе, а тем более использовать в своих исследованиях весь полиморфизм рода *Triticum*. Иерархическая субординация видов пшениц носит искусственный и очень субъективный характер. В то же время введение в систематику пшениц современных экспериментальных методов, в том числе и молекулярно-биологических, пока не позволило построить реальную филогению рода.

Будут ли классификации, построенные на основе фенотипов и генотипов, топологически похожими? Считается, что в молекулярной и организменной эволюции есть свои специфические особенности, так как эволюция фенотипов не полностью повторяет эволюцию генотипов. У пшеницы, как и у многих других возделываемых растений, очень большие по размеру геномы, поэтому вопрос, насколько арабидопсис, имеющий один из самых “маленьких” геномов среди покрытосеменных растений, является “типичным” по “молекулярной конструкции” – очень сложный.

Основные требования при построении молекулярной филогении – ее топологическая стабильность, достоверность узлов ветвления. По “пригодности” для нее на первом месте не кодирующие последовательности, затем гены, контролирующие белки, и на последнем месте рРНК.

Филогенетическая реконструкция считается полной, если в ней указаны пространство (ареалы) и время развития видов, а также учтено отношение “предок–потомок”. Отсюда и высокая значимость геохронологической датировки и палеонтологических данных, позволяющих “опредмечи-

²³ Швейцарский ботаник О.П. Декандоль начал изучать растительные формации в XIX в., хотя само понятие “растительная формация” сформировалось только в 1920-е гг.

вать” идею о предке. Не в последнюю очередь это связано с эволюционной “молодостью” видов рода *Triticum*, история большинства которых прошла в условиях культуры, причем человек начал культивировать первые из них не ранее 11 тыс. лет назад [Helbaek H., 1959; Nesbitt M., 2002].

Естественные виды пшениц и их классификация. Первая система рода *Triticum* дана С. Linnaeus [1753]. В основу своей классификации пшениц он положил хорошо различимые признаки: яровость (*T. aestivum* L.), озимость (*T. hybernum* L.), спельтоидность (*T. spelta* L.) и ряд других. Также только морфологические признаки легли в основу системы рода F. Körnike [1885]. Причем для описания всего известного ему разнообразия пшениц он ввел деление видов до разновидностей, исправно служащее тритикологам вот уже более 125 лет. Несмотря на постоянную критику “несостоятельности” и искусственности последнего [Фляксбергер К.А., 1928; Мак Кей Дж., 1989], оно до настоящего времени является лучшей основой для всех последующих классификаций рода. С конца 1950-х–середины 1960-х гг. наметилось противопоставление классификаций, построенных на сравнительно-морфологических основах, и стремления их построения на генетических основах [Мак Кей Дж., 1989], а в последнее время и с привлечением данных молекулярно-генетических методов [Goncharov N.P. et al., 2009]. В то же время сейчас существует реальная возможность использования и сравнительно-генетического подхода для решения многих вопросов систематики рода *Triticum*. В основу выделения тех или иных видов пшениц нами положена субординация признаков [Гончаров Н.П., 2002; Goncharov N.P., 2005], основанная на изучении сравнительной ценности различных признаков, при которой один или немногие признаки принимают доминирующее значение при выделении видов (“видообразующие признаки”) и при обязательном изучении их генетического контроля. Это связано со спецификой выделения видов у пшениц, в основу которого положен уровень пloidности [Вавилов Н.И., 1931а; Фляксбергер К.А., 1935]. Только экспериментальное сравнительно-генетическое изучение позволит выявить “видообразующие”²⁴ системные гены и оце-

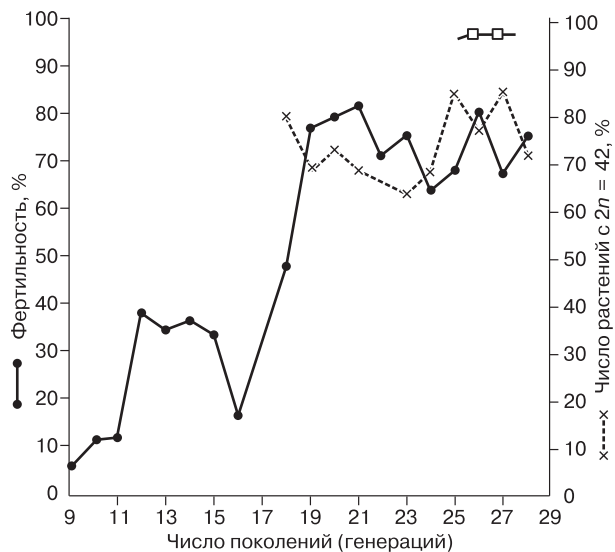
²⁴ Одно из возражений против использования термина “видообразующий ген” – это то, что если виды отличаются моногенно, то какие же они виды. Во-первых, виды отличаются не моногенно, поскольку все видообразующие гены являются транскрипционными факторами и, следовательно, под их контролем находится огромное число генов. Во-вторых, эти “видообразующие гены” вызывают настолько сильный плейотропный эффект, что они могут быть названы системообразующими, или системными. Например, гены, контролирующие и спельтоидность, и компактную форму колоса, характеризуют виды по целому ряду признаков, из которых форма колоса и зерновок, соответственно, являются основными и легко различимыми. Наличие гена, контролирующего спельтоидность, обуславливает также пленчатость, а это уже совершенно другой тип сельскохозяйственной культуры. Гены, контролирующие компактность, обуславливают короткостебельность и уменьшение размеров зерновки [Biffen R.H., 1905]. Гены, контролирующие сферококкоидность, обуславливают также короткостебельность и мелкозерность. Причем обладающие данными генами виды даже не дают в гибридном потомстве “помесей” (“гибридных фенотипов”) в полном смысле этого слова.

нить корректность выделения видов, оставив в стороне проблему правомочности-неправомочности выделения в качестве видов рукотворных “искусственных конструкций”, а не только реально встречающихся в природе “естественных” видов. Исследование плейотропного эффекта “видообразующих” (таксономически значимых) генов важно не только для филогенетических построений, но и вообще для частной генетики пшениц. Такие гены не позволяют получать в потомстве “помеси”, т. е. каждое отдельно взятое растение характеризуется одновременно по ряду коррелирующих признаков, и можно с легкостью по таксономически значимым признакам определить его видовую принадлежность, будь оно из экспериментального посева или из археологических раскопов. “Специфика” данных генов обусловила появление ряда работ, в которых обсуждается вопрос о том, что такие гены являются регуляторными [Faris J.D. et al., 2003]. Оказалось, что гены, контролирующие таксономически значимые признаки, расположены у гексаплоидных видов пшениц либо в геноме D, либо в хромосоме 5A. Причем первые из них в силу отсутствия генома D у ди- и тетраплоидных пшениц, а последние – из-за отсутствия гомологии между участком с видообразующими генами хромосомы 5A гекса- и тетраплоидных пшениц, оказались уникальными для филогенетических построений только у гексаплоидных видов. У ди- и тетраплоидных видов пшениц до сих пор таких видообразующих генов не выявлено, и систематики пользуются “радикалом” вида в понятиях Н.И. Вавилова [Vavilov N.I., 1940], т. е. комплексом признаков с не изученным до сих пор генетическим контролем. Исключение составляют гены *P* [Watanabe N. et al., 1996] и *P1* [Watanabe N. et al., 2002], контролирующие длину колосковых чешуй у *T. polonicum* и *T. ispahanicum* соответственно, ген *mon*²⁵, контролирующий голозерность у *T. sinskajae* [Гончаров Н.П. и др., 2007б], а также ген *ta*, обуславливающий у части форм *T. carthlicum* “персикоидность” [Haque M.A. et al., 2011]. Вероятно, слабая генетическая изученность этих видов пшениц и обусловила основную “слабость” “генетической” системы рода *Triticum* J. MacKey [1966, 2005]. Его идея создания “генетической” классификации стимулировала значительное число исследований, в том числе и данную работу. Тем не менее сама система рода, им созданная, оказалась нежизнеспособной, хотя и породила очень “вредную” для сохранения биоразнообразия пшениц в чистоте ревизию M.W. van Slageren [1994]. Хочется надеяться, что ревизия системы рода *Triticum*, выполненная нами в рамках существующих традиционных классификаций рода, лишена их недостатков, ведь хорошо известно, что “чем информативнее данная система классификации, тем полезнее она в научном и практическом отношениях” [Тахтаджян А.Л., 1966, с. 38].

²⁵ *Mon* – временное обозначение гена, контролирующего тип колоса “*monococcum*”. Его рецессивная аллель контролирует тип колоса “*sinskajae*”. В настоящее время не ясно, как данный ген соотносится с описанным другими авторами геном *sog* [Sood S. et al., 2009]. Эти же авторы показали, что *sog*, локализованный на коротком плече хромосомы 2A, не является ортологом гена *Tg*.

Искусственно созданные амфиплоиды пшениц. В настоящее время остро встала проблема типирования и сохранения искусственно полученных видов в роде *Triticum* [Гончаров Н.П., 2002, 2005a]. Чаще всего получаемые цитогенетиками и селекционерами они не имеют не только ботанического статуса, но и элементарного ботанического описания. В конце 1960-х гг. П.М. Жуковский [1967] писал: “Известно, что А.Р. Жебрак, воздействуя колхицином, получил впервые 56- и 70-хромосомные пшеницы, правда малофертильные. Всем им автор дал видовые латинские названия. Как новые таксоны они совершенно забыты. У меня тоже есть новые аллооктоплоидные виды пшеницы, но я почти всегда их замалчиваю. Подобные синтетические новинки как бы дрейфуют в океане таксономии и ни к каким берегам не приписаны. У них нет ареала ни в форме, ни в культуре” (с. 133). Фертильность таких амфиплоидов, как правило, со временем может возрасти и даже восстанавливаться почти до нормального уровня (рис. 4.10), но сами образцы в последующем теряются из-за того, что без наличия ботанического статуса их не хранят в генбанках. Встав на точку зрения, что каждый “рукотворный” вид должен иметь собственные имя и место в системе рода *Triticum*, мы столкнулись с рядом проблем. Во-первых, в гербарии ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (г. Санкт-Петербург) не представлены типы большинства из искусственно созданных отечественными исследователями амфиплоидов. В генбанке Университета г. Киото (Япония) гербарий таких форм также отсутствует, и хранится только колосовой материал. В Small Grains Collection (Aberdeen, USA) в качестве “амфиплоидов” хранятся в основном потомства межродовых, в том числе и тройных, гибридов часто неизвестной конституции. Во-вторых, в России не все такие амфиплоиды попали в основной каталог ВИРа, а следовательно, не сохранились в живом виде (особенно это касается китайских искусственных амфиплоидов середины прошлого столетия и амфиплоидов, созданных в нашей стране А.Р. Жебраком [Zhebrak A., 1944], Э.В. Тавриным [1963] и Е.Г. Жировым [1989]). В-третьих, никогда и никем не ставился вопрос о возможности классификации утерянных, не существующих в настоящее время в живом виде искусственно созданных ам-

Рис. 4.10. Восстановление фертильности и хромосомной конституции у амфиплоида *T. carthlicum* + *Ae. squarrosa* (из: [Tanaka M., 1980]).



филоидов, ресинтез которых может быть осуществлен заново. В-четвертых, неясен статус искусственно созданных автополиплоидов естественных видов пшениц в силу отсутствия в роде естественных автополиплоидов. В-пятых, ни один генбанк мира не поддерживает генколлекции в качестве отдельного производства. Исключение – коллекции в основном линий аберрантов Wheat genetic and genomic resources centre (WGGRC) при Канзасском университете (http://www.k-state.edu/wgrc/Resources/resources_index.html). Согласно полученным нами результатам, искусственно созданные амфиплоиды могут занимать важное место в генетических и филогенетических исследованиях [Гончаров Н.П., 2002; Goncharov N.P. et al., 2007], и, следовательно, они должны быть сохранены. Единственный способ для этого – узаконить их существование в генбанках, т. е. определить место в системе рода всем экспериментально полученным с начала 1930-х гг. по настоящее время амфиплоидам (подробнее см. ниже разд. 4.3). Часто их создание – долгосрочный проект. Описан случай, когда понадобилось более 19 поколений, чтобы стабилизировать мейоз у такого амфиплоида [Tanaka M., 1980] (см. рис. 4.10).

Для рода *Triticum* все более и более настоятельно обсуждается вопрос о ревизии его объема [Гончаров Н.П., 2002; Morrison L.A., 1993, 1998, 2001] и приведения в систему описанного к сегодняшнему дню разнообразия [Гончаров Н.П., 2002]. Отдельно стоит проблема признания и классификации искусственно созданных человеком так называемых “вторичных видов”. Более подробно этот вопрос будет нами рассмотрен в разд. 4.3. Здесь же заметим, что большинство и первичных видов, созданных в результате тысячелетней селекции, и возделывавшиеся еще в каменном веке, как то мягкая, карликовая, круглозерная и твердая пшеницы, способны в настоящее время существовать только при помощи человека.

4.2. ТАКСОНОМИЯ РОДОВ *Aegilops* L. И *Triticum* L. И ИХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Триба *Triticeae* L. входит в семейство *Poaceae* Barnhart (*Gramineae* Juss.). К ней принадлежат три из четырех основных хлебных культур старого света – мягкая пшеница, ячмень и рожь, а также ряд важных кормовых и пастбищных культур [Цвелев Н.Н., 1976, 1987]. Систематика рода *Triticum* L. запутана [Гончаров Н.П., 2000; Gupta P.K., 1997; Morrison L.A., 1993, 1998; Barkworth M.E., Bothmer R. von, 2009; Hammer K. et al., 2010; Goncharov N.P., 2011]. Неоднозначно определен объем как самой трибы *Triticeae* [Barkworth M.E., 1992], так и подтрибы, в которую включается род *Triticum* [Цвелев Н.Н., 1976; Дорофеев В.Ф. и др., 1979].

Внутри трибы *Triticeae* роду *Triticum* филогенетически близки два рода – *Aegilops* и *Secale* (табл. 4.1), составляющие вместе с ним подтрибу *Fruментaceae* Dum. Подтриба относительно молода (рис. 4.11). Ее самые древние представители, вероятно, были диплоидными, многолетними и перекрестноопыляемыми видами [Мак Кей Дж., 1989]. Два из трех родов подтрибы *Fruментaceae*, а именно *Aegilops* и *Triticum*, имеют политипные

Таблица 4.1

**Таблица для определения родов подтрибы *Fruментасеae* Dum.
(согласно П.А. Гандилян [1980])**

1. На выступе каждого членика оси колоса расположено по одному колоску. Колоски двух- и многоцветковые. Колосковая чешуя многонервная, широкая, с хорошо выраженным килем (у части видов два кия). Цветковая чешуя без гребенчатых зубцов Пшеница – *Triticum* L.
2. Как предыдущий, но колосковая чешуя без кия, или киль присутствует лишь в рудиментарном состоянии, нервы колосковой чешуи с зазубрениями Эгилопс – *Aegilops* L.
3. Как предыдущие, но колосковая чешуя однонервная, узкая, линейно-ланцетной формы. Наружная цветковая чешуя по килю гребенчато-зубчатая Рожь – *Secale* L.

серии [Дорофеев В.Ф. и др., 1979; Miller T.E., 1987; Witcombe J.R., 1983]. Их наличие позволяет исследователям считать эти два рода эволюционно более “продвинутыми” по сравнению с родом *Secale*, имеющим только монотипную серию [Кобылянский В.Д., 1982; Рожь, 1989]. Полиплоидные виды родов *Aegilops* и *Triticum* представлены только аллополиплоидами, все автополиплоиды получены экспериментально. Род *Triticum* включает в себя геномы A^u , A^b , B, G и D, род *Aegilops* – C, D, M, N, S, U. Из вышеперечисленных геномов собственно пшеничными являются только два – A^u , A^b . Донорами трех других элементарных геномов полиплоидных пшениц были диплоидные виды рода *Aegilops* [Kihara H., 1924; Pathak N., 1940; Kerby K., Kuspira J., 1987]. В связи с этим неоднократно предпринимались попытки объединения этих двух родов в один [Моррис Р., Сирс Э.Р., 1970; Godron D.A., 1854; Huckel E., 1887; Ascherson P., Graebner P., 1898–1902; Bowden W.M., 1959;]. Некоторые исследователи пред-

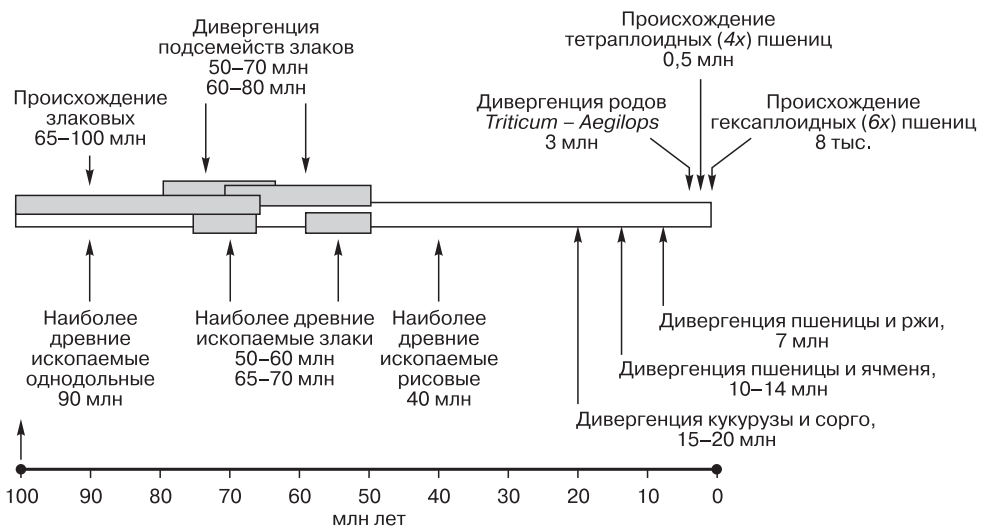


Рис. 4.11. Схема дивергенции родов domesticated cereals (по: [Gill B.S. et al., 2004]).

лагали отнести к роду *Triticum* не все виды эгилопсов, а лишь, входящие в секцию *Sitopsis* (Jaub. et Spach) Zhuk. [Chennaveeraiah M.S., 1960]. Эти ревизии не нашли поддержки у большинства современных систематиков. Хотя, как справедливо заметил А.Г. Кронквист с соавт. [1966], “ни одно лицо и никакая группа лиц не может решить, какая именно система классификации должна быть принята всеми или же какие именно части должны быть взяты из различных систем для построения общепринятой классификации” (с. 629). Тем не менее существуют удачные ревизии и не очень. Е.Н. Синская [1955] считала, что несмотря на то что хотя род *Aegilops* содержит уклоняющиеся к пшеницам формы, нет таковых, которые могли бы быть отнесены с более или менее равным основанием, к тому и другому роду одновременно – “определение всегда можно сделать без колебаний” (с. 6). Заметим, что род *Aegilops* получил статус самостоятельного еще у С. Linnaeus [1753]. Кроме того, используя иммунохимические методы, А. Bozzini et al. [1973], а позже ряд других исследователей иные методы показали, что род *Triticum* филогенетически ближе роду *Secale*, чем роду *Aegilops*. Это заключение интересно, так как согласно молекулярно-генетическим данным дивергенция рожь–пшеница на 4 млн лет старше таковой эгилопс–пшеница. Вероятно, это связано с включением в оценку видов *Ae. speltoides* и *Ae. squarrosa*, включенных в геномы полиплоидных пшениц.

Таксономия рода *Aegilops* L. В настоящее время для рода *Aegilops* большинством исследователей используется классификация, предложенная Н. Kihara, М. Tanaka [1970] с добавлением вида *Ae. searsii* Feld. & Kis. (Э. Cupca), согласно М. Feldman, М. Kislev [1977] (табл. 4.2). Хотя неко-

Таблица 4.2

Классификация видов *Aegilops* секций *Sitopsis* и *Vertebrata*

Секция	Вид	Геном*	Синоним
<i>Sitopsis</i>	<i>Ae. speltoides</i> Tausch	S	<i>T. speltoides</i> (Tausch) Gren. ex K. Richt.
	<i>Ae. aucheri</i> Boiss.	S	Входит в <i>T. speltoides</i> s. l.
	<i>Ae. longissima</i> Schweinf. et Muschl.	S ^l	<i>T. longissimum</i> (Schweinf. et Muschl.) Bowden
	<i>Ae. sharonensis</i> Eig	S ^l	Входит в <i>T. speltoides</i> s. l.
	<i>Ae. bicornis</i> (Forsk.) Jaub. et Spach	S ^b	<i>T. bicornis</i> Forsk.
	<i>Ae. searsii</i> (Feld. & Kis.) ex Hammer	S ^s	<i>T. searsii</i> Feld. & Kis.
<i>Vertebrata</i>	<i>Ae. squarrosa</i> L.	D	<i>T. tauschii</i> (Coss.) Schmalh.
	<i>Ae. crassa</i> Boiss. 4×	DM ^{cr}	<i>T. crassum</i> (Boiss.) Aitch. et Hemsl.
	<i>Ae. crassa</i> Boiss. 6×	DD ² M ^{cr}	<i>T. crassum</i> (Boiss.) Aitch. et Hemsl.
	<i>Ae. vavilovii</i> (Zhuk.) Chenn.	DM ^{cr} S ^l	<i>T. syriacum</i> Bowden
	<i>Ae. ventricosa</i> Tausch	DM ^j	<i>T. ventricosum</i> Ces., Pass. & Gibelli
	<i>Ae. juvenalis</i> (Thell.) Eig	DM ^j U	<i>T. juvenale</i> Thell.

* – геномная формула, согласно Т.Е. Miller [1987].

торыми исследователями все еще изредка используется предложенная М.В. Bowden [1959] система (см. столбец “Синоним” в табл. 4.2), ее популярность от года к году уменьшается [Gupta P.K., 1997]. В связи с дискуссией об аутентичности названия вида *Ae. squarrosa* L. (Э. *покрытый паршой*) [Yen C. et al., 1997; Gupta P.K., 1997] и отсутствием не только единого, но и более или менее устоявшегося мнения об использовании видового названия *Ae. tauschii* Coss. (Э. *Тауша*), мы использовали их как синонимы. (Утверждение о том, что в гербарии К. Линнея находится не типус *Ae. squarrosa*, а другой вид эгилопса, может только косвенно быть принято как доказательство того, что виду необходимо присваивать другое название. Согласно ICBN (см. правило 14.1), возможен вариант сохранения (консервации) старого видового названия – *Ae. squarrosa* non auct. L. либо его описание по лектотипу или неотипу). Для описания подвидов (ssp.) и разновидностей (var.) данного вида мы пользовались предложенной А. Eig [1929] системой, а именно, ssp. *eu-squarrosa* Eig (Э. *хорошо покрытый паршой*) и ssp. *strangulata* Eig (Э. *удавленный*). Первый подвид некоторыми исследователями разделяется на три разновидности – var. *typica* L. (Э. *типичный*), var. *meyeri* Griseb. (Э. *Мейера*) и var. *anathera* Eig (Э. *утиный*). Это связано с тем, что синонимика *Ae. tauschii* не разработана.

Пшеница – род *Triticum* L.

(по: [Фляксбергер К.А., 1935], с изменениями)

Растения (*plantae*) травянистые (*herbaceae*), корень мочковатый (*radix fibrosa*). Отдельные отростки придаточных корней могут проникать в почву на глубину почти до двух метров. Стебли (*caulis*) представляют собой цилиндрическую соломинку (*culmus*) длиной 20–220 см с узлами (*nodii*) и междоузлиями (*internodii*) разной длины. Соломина полая либо более или менее выполненная. Очередные сидячие листья (*folia*) состоят из двух частей – незамкнутого, обхватывающего стебель, прикрепленного к узлу соломины влагалища (*vagina*) и пластинки листа (*lamina*). Листовая пластинка линейная. На месте перехода листового влагалища в пластинку листа имеются прилегающие к соломине язычок (*ligula*) и ушки (*auricular*) (рис. 4.12), хотя у некоторых крайне редко встречающихся безлигульных (*eligulata*) форм и те и другие отсутствуют. Ушки быва-

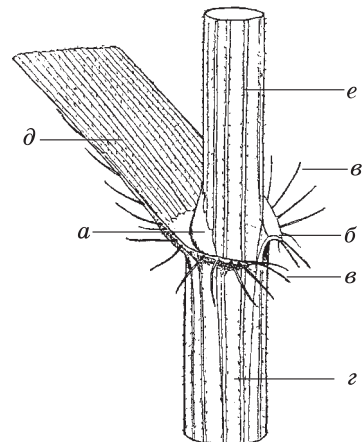


Рис. 4.12. Отрезок стебля пшеницы с листовым влагалищем и пластинкой листа (из: [Фляксбергер К.А., 1935]).

а – язычек (лигула), б – ушки, в – реснички, г – влагалище, д – пластинка листа, е – соломина.

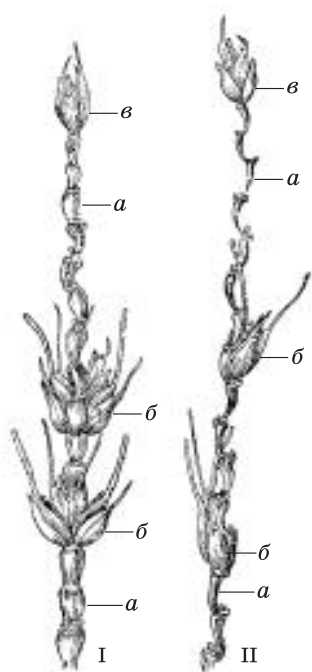


Рис. 4.13. Схема колоса пшеницы (из: [Фляксбергер К.А., 1935]).

I – лицевая сторона, II – боковая сторона. *a* – членики оси колоса; *б* – колоски, *в* – верхушечный колосок.

ют с ресничками (*cilium*) и без (*ecilium*). Каждый стебель несет только по одному соцветию (*inflorescentia*) – колосу. Колос (*spica*) состоит из оси колоса (*rachis*) (рис. 4.13), в свою очередь состоящего из члеников (*articula*). В месте сочленения (*articulatio*) члеников на выступах оси расположены, чередуясь по ее обе стороны, сидячие колоски (*spiculae*). Колоски образуют лицевую, или черепитчатую, сторону колоса, по которой один колосок налегает (заходит) своей верхней частью на основание вышесидящего колоска, и боковую, или двурядную, сторону, по которой колоски располагаются, чередуясь, направо и налево. Редко встречаются формы с колосками, расположенными нерегулярно (рис. 4.14, Б). Колоски многоцветковые (*multiflorae*) (рис. 4.15, I–

II), прилегающие широкой своей стороной к оси колоса. Каждый колосок с правой и левой стороны имеет две колосковые чешуи (*glumae*) – верхнюю, или внутреннюю (*superior s. interior*), и нижнюю, или наружную (*inferior s. exterior*), между которыми располагаются цветки (*flores*). Каждый цветок имеет по две цветочные чешуи (*palea glumella*) – наружную, или нижнюю (*palea exterior s. inferior*), которая у остистых форм несет ость, и двукилевую внутреннюю, или верхнюю (*palea interior s. superior*). Между цветочными чешуями располагаются части цветка (см. рис. 4.15, III) – завязь (*germen*) с двумя перистыми рыльцами (*stigma*) и три тычин-

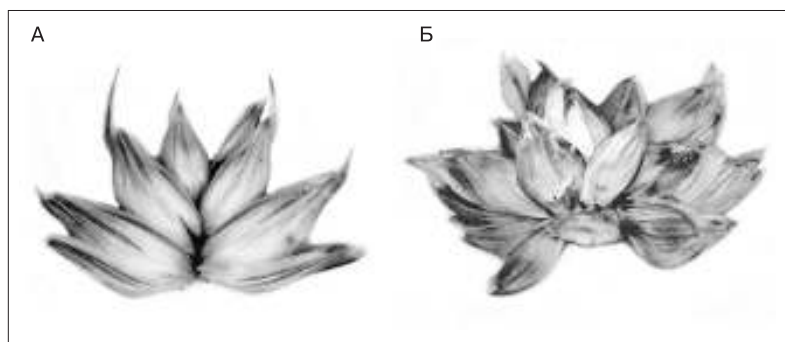


Рис. 4.14. Нормальный (А) и нерегулярный (Б) колоски (из: [Martinek P., Bednář J., 2001]).

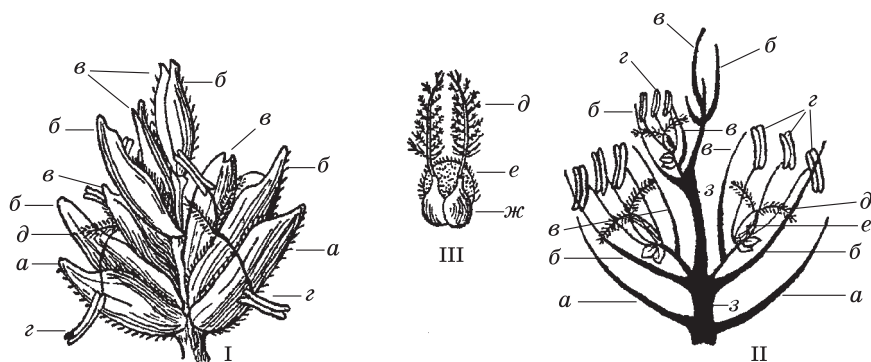


Рис. 4.15. Схема строения цветка (из: [Фляксбергер К.А., 1935]).

I – колосок, II – схема колоска, III – цветок; а – верхняя и нижняя колосковые чешуи; б – наружные цветочные чешуи (у остистых форм несущие ость); в – внутренняя (двукилевая) цветочная чешуя, г – пыльники, д – перистые рыльца, е – завязь, ж – пленочки (лодикулы), з – цветоножки.

ки (*stamina*), состоящие из тычиночных нитей с пыльниками (*antherae*) на конце. У основания завязи имеются две едва заметные пленочки – лодикулы (*lodiculae*). В зрелом состоянии между цветочными чешуями, как правило, помещается плод – зерновка (*caryopsis*) (рис. 4.16). Зерновка не срастается с цветком. В зависимости от развития числа цветков в каждом многоцветковом колоске может развиваться от одной до нескольких зерновок, причем чаще всего несколько верхних цветков каждого колоса бес-

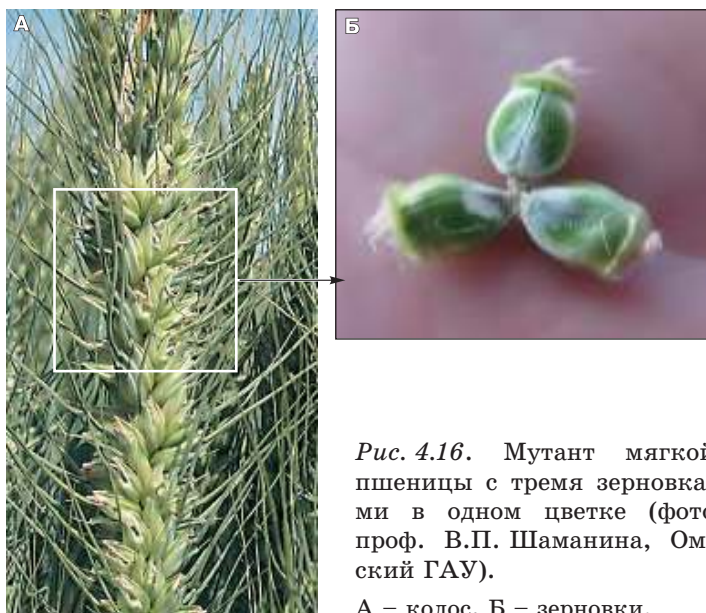


Рис. 4.16. Мутант мягкой пшеницы с тремя зерновками в одном цветке (фото проф. В.П. Шаманина, Омский ГАУ).

А – колос, Б – зерновки.

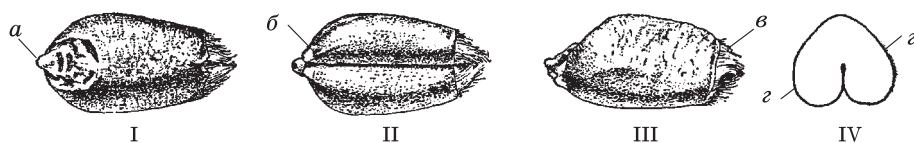


Рис. 4.17. Зерновка пшеницы (по: [Фляксбергер К.А., 1935]).

I – с верхней, или спинной, стороны; II – с нижней, или брюшной, стороны; III – с боковой стороны; IV – в разрезе; а – зародыш, б – бороздка, в – хохолок, г – “щеки”.

плодны или имеют недоразвитые зерна. Зерновка (рис. 4.17) состоит из зародыша (*embryo*) и эндосперма (*endospermium*), покрытого слоем алейроновых клеток (*stratum aleurucum*), в свою очередь покрытых семенными (*spermoderma*) и плодовыми (*pericarpium*) оболочками (рис. 4.18). Зародыш состоит из почечки (*plumula*), семядоли (*cotyledon*), щитка (*scutellum*) и первичных корешков (*radicula embryonis*). С брюшной (*ventre*) стороны зерновки расположена бороздка (*sulculus*), по обеим сторонам которой выступают так называемые “щеки”. На противоположном зародышу конце зерновка имеет хохолок (*pappus*). Консистенция эндосперма зерновки мучнистая или стекловидная (*farinaceum s. vitreum*).

Лектотип: *T. aestivum* L.

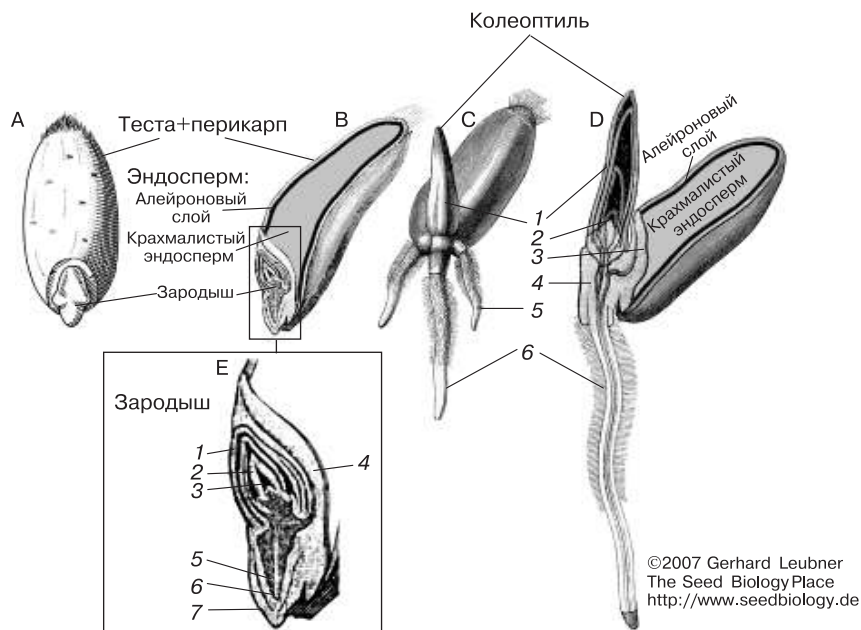


Рис. 4.18. Строение зерновки и проростка мягкой пшеницы (по: The Seed Biology Place <http://www.seedbiology.de>).

С–D – прорастающая зерновка: 1 – coleoptиль; 2 – зародышевая почка; 3 – апикальная меристема корня; 4 – щиток; 5 – зародышевый корень; 6 – чехол корня. Е – зародыш: 1 – coleoptиль; 2 – зародышевая почка; 3 – щиток; 4 – мезокотиль; 5 – боковой корешок; 6 – первичный корешок (*radicula*); 7 – coleориза.

В естественных условиях произрастает лишь четыре вида диких пшениц двух уровней пloidности (ди- и тетраплоидного) – однозернянки и полбы [Мигушова Э.Ф., 1981]. Определение филогенетических связей и поиск видов-доноров элементарных геномов полиплоидных пшениц позволяет выяснить происхождение полиплоидных видов и построить “естественную” систему рода *Triticum*, а также реконструировать процесс и последовательность доместикации тех или иных видов. Первичный гексаплоид получен присоединением генома D *Ae. squarrosa* к обладающей геномом ВАⁿ тетраплоидной пшенице [Percival J., 1921]. До настоящего времени дикие гексаплоиды в природе не обнаружены, равно как и дикие голозерные (с легким обмолотом) тетраплоидные формы пшеницы [Дорофеев В.Ф. и др., 1979]. Тем не менее меж- и внутриродовые связи пшениц и эгиплопсов легче всего рассмотреть в связи с вопросом происхождения полиплоидных видов этих родов. Все тетра- и гексаплоидные пшеницы имеют цитоплазму одного либо двух видов рода *Aegilops* [Tsunewaki K., 1988]; и поэтому для филогенетических построений и рассмотрения вопросов таксономии нам неудобно использовать общепринятую запись геномной формулы тетраплоидных видов АВ или ABD, которая, скорее, отражает историю познания эволюции пшениц, чем реальное существование дел. Отражающими не только геномную формулу, но и плазмон видов являются записи ВА и BAD [Гончаров Н.П., 2002; Feldman M., 2001; Goncharov N.P., 2005; Goncharov N.P. et al., 2009]. Кроме того, и наличие в роде *Triticum* гибридогенных (вторичных) видов обуславливает необходимость использования реальной системы записи геномной формулы.

Таксономия сельскохозяйственно важных культур, вероятно, никогда не будет полностью соответствовать тем процессам, которые происходят в дикой природе из-за отсутствия (несохранения) в ней всех предковых видов возделываемых растений [Мак Кей Дж., 1989]. У пшениц описаны два механизма межвидовой изоляции: 1) уровень пloidности ($2n = 14, 28, 42$) и 2) десинапсис при гибридизации видов секции *Timopheevii* A. Filat. et Dorof. и видов секций, составляющих эволюционную линию Emmer. Последний механизм объясняется либо простым взаимодействием генов [Wagenaar E.B., 1961, 1966; Kushnir U., Halloran G.M., 1983], либо различием этих эволюционных линий по элементарным геномам: у видов Emmer присутствует геном В, у видов секции *Timopheevii* – G [Lilienfeld F., Kihara H., 1934; Sears E.R., 1975] и типам цитоплазм. Кроме того, тетраплоидные виды секции *Timopheevii* практически не скрещиваются также и между собой [Мигушова Э.Ф., Конарев А.В., 1973, 1975].

4.2.1. Поиск, определение и изучение доноров элементарных генов полиплоидных пшениц

У видов пшениц геном А проявляет параллельную, но не резкую дифференциацию.

Геном А. Долгое время донором генома А считалась культурная однозернянка – *T. monosocum* [Kihara H., 1924; Kerby K. et al., 1988], хотя

уже Д. Ларионов [1914], анализируя результаты M.W. Beijerinck [1884] по ее скрещиванию с тетраплоидной пшеницей *T. dicoccum*, высказался отрицательно относительно этой гипотезы. Позже негомологичность генома культурной однозернянки геному А тетра- и гексаплоидных пшениц была подтверждена и в других экспериментах. Ю.А. Филипченко [1930; Philiptschenko Jur., 1930] пришел к такому заключению по результатам изучения развития зачатков колоса, А.Е. Longley, W.J. Sando [1930], Д. Костов [1940], Б.А. Вакар [1948], R. Riley, G.D. Bell [1958], М.В. Варданян [1968] – по результатам изучения мейоза у межвидовых гибридов, Е.Н. Синская [1955] – основываясь на строении внутренней цветковой чешуи, Е. Schiemann, G. Staudt [1958] – по результатам анатомического изучения вегетативных органов, B.L. Jonson, O. Hall [1965] и V. Jaaska [1974] – по результатам изучения запасных белков и изоферментов соответственно, Н.С. Dass [1972] – используя хроматографию фенолов, К. Tsunewaki [1966b] – оценив частоту встречаемости гена *Hg*, контролирующего опушение колосковой чешуи, и пр. Большинство вышеперечисленных авторов отдали предпочтение в качестве донора генома А другой единственной известной (описанной) на тот момент дикой однозернянке *T. boeoticum*.

Заметим, что в то время никто из исследователей еще не выделял из *T. boeoticum* ssp. *thaoudar* (Reut. ex Hausskn.) Grossh. в качестве самостоятельного вида *T. urartu*. Только в 1934 г. М.Г. Туманян собрал, а в 1938 г. опубликовал первое описание *T. urartu*, причем как еще одного подвида *T. boeoticum*. Диагноз же *T. urartu* как самостоятельного вида был дан еще почти через 35 лет после этого [Гандилян П.А., 1972б]. Таким образом, о существовании вида *T. urartu* как западным, так и советским исследователям стало известно только в самом начале 1970-х гг. из работы В. Яаска [1974], определившего этот вид в оригинальном образце из Ирана. (Ранее даже советским исследователям были известны всего лишь несколько образцов из Армении.)

G. Mandy [1970] первым высказал предположение, что донором генома А тетраплоидного вида *T. paleocolchicum* Men. (син. *T. karamyshevii*) была дикая однозернянка *T. urartu*. В.Г. Конарев с сотр. [1976; Конарев В.Г., 1983] после скрупулезного изучения запасных белков и проведения иммунохимических анализов также сделали вывод о том, что *T. urartu* – донор генома А¹. Однако К. Kerby et al. [1988] и их последователи еще очень долго продолжали считать таковым культурную однозернянку *T. monococcum*. В последнем случае исключение делалось лишь для хромосомы 4A*: ее считали произошедшей от *T. urartu* [Dvořák J. et al., 1990]. Хотя уже первые результаты биохимических [Яаска В., 1974; Wolf G., Lerch B., 1973], а также морфологических (тип опушения листьев) [Мигушова Э.Ф., 1975б] и молекулярных (5S спейсерной rDNA) [Allaby R.G., Brown T.A., 2000] исследований однозначно отвергли дикую однозернянку *T. boeoticum* как возможный донор генома А мягкой пшеницы. Большинство исследователей уже довольно давно (см., например, обзор Т.Е. Miller [1987]) считают более правильной точку зрения G. Mandy [1970] и вышеупомянутых российских авторов. Кроме того, до 30-х гг. XX в. не было

известно о существовании видов секции *Timopheevii*, и поэтому различия их геномов с геномами видов эволюционной линии Emmer никем не определялись. После описания *T. timopheevii* [Жуковский П.М., 19286] и *T. araraticum* [Якубцинер М.М., 1947, 1948] и признания в 1970-е гг. *T. urartu* в качестве самостоятельного вида, донором генома А видов секции *Timopheevii* стали считать *T. boeoticum*, а группы Emmer (секции *Dicoccoides* Flaksb., *Triticum* и *Compositum* N.P. Gontsch.) – *T. urartu* [Mandy G., 1970]. Следует заметить, что в процессе изучения этого вопроса все больше и больше исследователей приходили к выводу о происхождении генома А всех полиплоидных пшениц от *T. urartu* [Dvořák J. et al., 1988, 1993; Takumi S. et al., 1993; Jaaska V., 1997; Allaby R.G., Brown T.A., 2000; Goncharov N.P. et al., 2008; Головнина К.А. и др., 2009].

Таким образом, к настоящему времени показано наличие у пшениц двух вариантов генома А – А^u у *T. urartu* Thum. ex Gandil и А^b у *T. boeoticum* Boiss. Между упомянутыми диплоидными видами существуют барьеры нескрещиваемости [Johnson B.L., Dhaliwal H.S., 1976; Dhaliwal H.S., Johnson B.L., 1982] и иммунохимические различия [Конарев В.Г. и др., 1975]. В связи с этим некоторыми исследователями предложено рассматривать род *Triticum* как гибридный, группирующийся вокруг кластера генома А [MacKey J., 1968, 1975; Дорофеев В.Ф. и др., 1979]. Эта идея оказалась продуктивной для познания филогении пшениц. Кариологически геномы возделываемой культурной однозернянки *T. monococcum* L. и дикого вида *T. urartu* практически не отличаются [Giorgi A., Bozzini B., 1969]²⁶, и применение методов дифференциальной окраски хромосом также не позволяет эффективно разделить геномы этих диплоидных видов из-за их сходства [Бадаева Е.Д., 2000]. Геном А практически дифференциально не окрашивается, в то время как хромосомы генома В имеют ярко выраженную специфическую окраску.

Заметим, что давно не предпринимались попытки выделения диплоидных пшениц в самостоятельный род [Philiptchenko Jur., 1930; и др.].

В последнее время в работах по филогенетическому анализу пшениц все более настойчиво проводится мысль о неучастии *T. boeoticum* (если *T. urartu* действительно отделяется от этого вида и является самостоятельным) в становлении видов секции *Timopheevii* [Kilian B. et al., 2007a; Goncharov N.P. et al., 2007, 2009; и др.]. Исключение составляет только происхождение третьего генома (второго генома А) гексаплоидного вида *T. zhukovskyi*. Однако только более подробные молекулярные исследования и сравнение непосредственно последовательностей геномов может дать возможность для более детального и точного определения происхождения и эволюции генома А пшениц.

В данной реконструкции на настоящий момент темными местами являются:

а) донор цитоплазмы общего предка диплоидных пшениц и филогенетическое взаимоотношение *T. urartu* и *T. boeoticum*;

²⁶ Не в первый раз предпринимается попытка разделить эти виды по количественному содержанию ДНК в ядре [Özkan H. et al., 2010].

б) какой вид был первичным тетраплоидом и какой первичным гексаплоидом;

в) первичность–вторичность пленчатости у первичного гексаплоида;

г) вопрос параллелизма видов секции *Timopheevii* (интересный, скорее, как контроль в филогенетических исследованиях пшениц и для изучения истории развития земледелия в средневековой Грузии).

Заметим, что виды секции *Timopheevii* и секций группы Emmer имеют разные типы цитоплазм [Tsunewaki K., 2009], что может значительно влиять как на результативность скрещиваемости, так и на конъюгацию гомеологичных или гомологичных хромосом. S.S. Maan, K.A. Lucken [1971] показали, что введение ядра мягкой пшеницы в цитоплазму *Ae. speltoides*, равно как и в таковую *T. timopheevii*, приводит к цитоплазматической мужской стерильности. Первичный амфиплоид секций *Dicoccoides* и *Triticum* возник значительно раньше, чем первичный амфиплоид секции *Timopheevii*. Древний земледelec и тот и другой амфиплоиды успешно обнаружил в природных условиях и(или) своих посевах и смог приспособить для наиболее полного и наилучшего удовлетворения своих потребностей. Возделываемые виды секции *Timopheevii* имели очень ограниченные, практически неперекрывающиеся с видами секций *Dicoccoides* и *Triticum* ареалы. Причем ареалы возделываемых видов секции *Timopheevii* – *T. timopheevii* Zhuk. (геном GGAA) и *T. zhukovskyi* Men. et Eridz. (геном GGAAA^mA^m) ограничены пределами только Западной Грузии (рис. 4.19).



Рис. 4.19. Ареалы эндемичных видов пшениц в Закавказье и Иране (по: [Nesbitt M., 2001]).

Биологические отличия геномов А

1. Ареалы. У *T. urartu* ареал уже, чем у других диплоидных видов пшениц: Армения, Иран, Ирак, Ливан, Турция. У *T. boeoticum* – это бывшее советское Закавказье (Азербайджан, Армения), Иран, Ирак, Турция, Сирия, Израиль, Иордания, Украина (Крым), Балканы (рис. 4.20). *T. monosocum* занимает весь ареал *T. boeoticum*, к которому добавляется Албания, Швейцария, Италия и Марокко [Дорофеев В.Ф. и др., 1979]. В 1930-е гг. Н.И. Вавилов находил *T. monosocum* даже на полях горных районов южной Германии. При этом на некоторых территориях возможна гибридизация *T. monosocum* с *T. boeoticum* с последующим “одичанием” этих гибридных форм.

Интересно, что ареал дикой однозернянки *T. boeoticum* значительно превышает ареал *T. urartu*, то же можно заметить и относительно ареалов диких тетраплоидных пшениц, полученных с их участием, а именно: ареал *T. araraticum* Jakubz. значительно превышает таковой *T. dicoccoides*.

2. Тип развития (яровость–озимость). Тип развития у диких видов озимый, реже – яровой [Регель Р.Э., 1920]. Представленные в табл. 2.3 результаты изучения диплоидных пшениц по типу развития частично подтверждают это заключение. Видим, что у *T. urartu* только 2 % яровых форм, в то время как у *T. boeoticum* и *T. monosocum* оно равно 20 и 47 % соответственно (см. табл. 2.3).

3. Скрещиваемость. При скрещивании *T. boeoticum* с *T. timopheevii* и *T. militinae* Zhuk. et Migusch. наблюдалась самостерильность F_1 гибридов, причем беккроссирование было безуспешным [Пшеницы..., 1976].

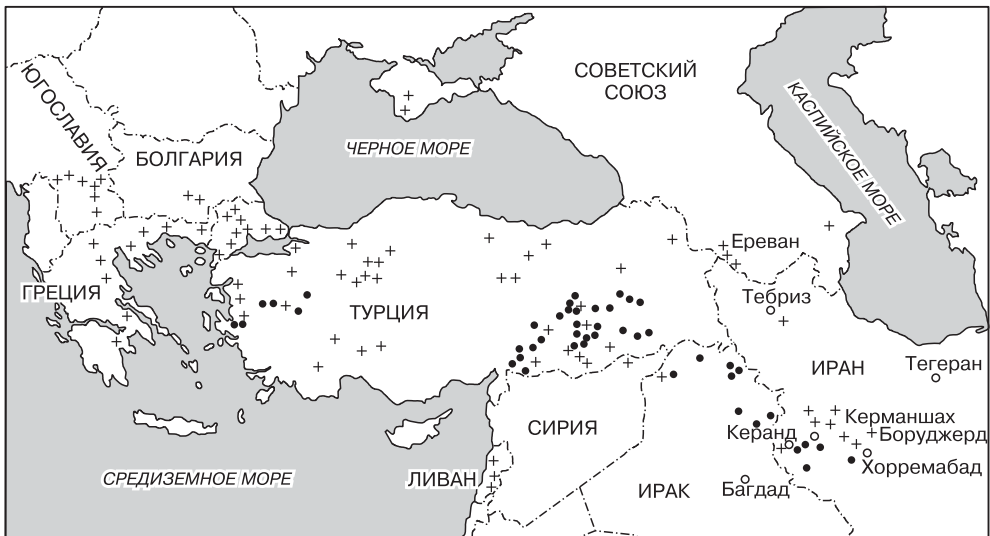


Рис. 4.20. Места обнаружения *T. boeoticum* (из: [Zohari D., Norf M., 1988]).

• – обнаружены в естественных условиях; + – обнаружены в качестве сорняков в посевах.

Следует заметить, что уже первые результаты изучения гомологии геномов полиплоидных и предковых диплоидных видов привели Н. Kihara и его последователей к заключению о “модифицированности” элементарных геномов А у полиплоидных видов и только их частичной гомологии таковым предковым геномам диплоидных пшениц. Скрещивания диких диплоидных видов *T. boeoticum* и *T. urartu* между собой показали несовместимость этих видов – F₁ гибридов было стерильно [Dhaliwal H.S., 1977; Наврузбеков Н.А., 19916].

В табл. 3.10 даны усредненные числа гибридных зерновок на колос ряда комбинаций скрещивания с диплоидными пшеницами. По результатам изучения 18 комбинаций скрещивания показано, что наиболее высокая завязываемость наблюдалась в случае, когда за материнскую форму была взята дикая однозернянка *T. boeoticum* – диплоид с геномом A^bA^b. Как видно из представленных результатов, успех гибридизации зависит и от эффекта родительских компонент. Несмотря на наличие “близких” геномов у *T. boeoticum* и *T. monococcum*, завязываемость выше, когда за материнскую форму бралась *T. boeoticum*. Материнский эффект подтверждает существование двух разновидностей цитоплазмы у диплоидных диких пшениц. Более того, цитоплазмы всех А-геномных диплоидных пшениц отличаются от таковых полиплоидных видов и являются родственными диплоидным эгилопсам [Golovnina K.A. et al., 2007].

Видим, что ни одна комбинация скрещивания не дала 100 % завязываемости. Скрещивания диплоидных видов *T. boeoticum* с *T. urartu* показали их геномную несовместимость – F₁ гибридов было полностью стерильно [Dhaliwal H.S., 1977; Наврузбеков Н.А., 19916; Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., 2000].

Скрещиваемость *T. boeoticum*. Проведение гибридизации видов пшениц с дикой однозернянкой *T. boeoticum* не было популярной темой исследований [Vardi, 1973; Пшеницы..., 1976], так как селекционеры предполагают использовать “продвинутый” в селекционном отношении материал. Например, гибриды с возделываемым видом *T. monococcum*.

Скрещиваемость *T. monococcum*. Гибриды мягкой пшеницы с культурной однозернянкой получали Н.И. Вавилов [1913] и Е. von Tschermak [1914], с *T. spelta* L. и *T. monococcum* – М.С. Melburn, W.P. Thompson [1927]. В результате этих экспериментов получены только стерильные растения F₁ гибридов. Позже исследователи также не преуспели [Таврин Э.В., Прилюк Л.В., 1983], и только в более ранних экспериментах L. Blaringhem [1914] потомства некоторых растений F₁ гибридов от скрещивания однозернянки из Алжира с *T. durum* Desf. и *T. polonicum* были фертильны.

Скрещиваемость *T. urartu*. К настоящему времени никому из исследователей не удалось получить аллоплазматические линии полиплоидных видов пшениц с цитоплазмой *T. urartu*. К. Tsunewaki et al. [1999] считают, что использование *T. urartu* в качестве материнской формы неэффективно из-за невозможности преодолеть дисбаланс, вызываемый его цитоплазмой.

Таким образом, несмотря на то, что в природе процессы естественной гибридизации в семействе злаков широко распространены (по данным

J.W. Knoblok [1972] описано около 800 межродовых гибридов), экспериментаторы, работавшие с пшеницей, ее сородичами и родственными видами более чем за столетие смогли достичь стабильного успеха только с использованием некоторых амфиплоидов и культуры незрелых зародышей [Maan S.S., 1987]. При этом даже использование амфиплоидов часто не дает желаемых результатов [Твердохлеб Е.В., 2012].

4. Морфологические отличия. Морфологически три диплоидных вида *T. monococcum*, *T. boeoticum* и *T. urartu* похожи (в их хиатусе имеется много общего) [Filatenko A. et al., 2002], и часто в исследованиях они определяются некорректно, поэтому время от времени исследователи проводят у них поиск и оценку видоспецифичных молекулярно-генетических и изучение наследования морфологических маркеров [Головнина К.А. и др., 2009]. Вид *T. boeoticum* включает два подвида: subsp. *boeoticum* – колоски одноостные и subsp. *thaoudar* – двуостные. Основное отличие *T. urartu* от *T. boeoticum* subsp. *thaoudar* – это бархатистое опушение листовых пластинок и влагалища у первых и щетинистое опушение – у вторых (см. рис. 4.5, А, Б на с. 317). Э.Ф. Мигушова [19756] считает *T. urartu* более древним видом, чем *T. boeoticum*, так как молодые всходы обоих видов неопушены, а после выхода в трубку у растений *T. boeoticum* появляется щетинистое опушение, в то время как у *T. urartu* характер опушения листовой пластинки с возрастом не меняется. Заметим, что признак наличия щетинистого опушения в данном случае доминантный.

Генетический анализ морфологических признаков у межвидовых гибридов диплоидных пшениц. Результаты изучения наследования и аллельности генов, контролирующих морфологические признаки у диплоидных пшениц, представлены в табл. 4.3. Видно, что гены, контролирующие опушение колоса, у всех диплоидных видов аллельны. Отличие в наследовании выявлено только по характерному для *T. boeoticum* признаку “щетинис-

Таблица 4.3

**Наследование морфологических признаков у диплоидных пшениц
(из: [Головнина К.А. и др., 2009])**

Комбинация скрещивания	Признак	Соотношение фактическое	χ^2		Генетический контроль
			3:1	15:1	
IG 116196 <i>T. boeoticum</i> × PI 355526 <i>T. monococcum</i>	Опушение колосковой чешуи	76:0	–	–	Аллельные гены
к-14384 <i>T. monococcum</i> × к-25811 <i>T. boeoticum</i>	То же	59:0	–	–	То же
IG 116196 <i>T. boeoticum</i> × PI 355526 <i>T. monococcum</i>	Опушение листа	75:27	0,12	71,18	Моногенный
ATR-1608 <i>T. monococcum</i> × PI 428217 <i>T. urartu</i>	То же	42:0	–	–	Аллельные гены
к-28300 <i>T. boeoticum</i> × PI 352475 <i>T. monococcum</i>	Щетинистое опушение листа	41:20	1,97	73,31	Моногенный
к-28300 <i>T. boeoticum</i> × PI 352475 <i>T. monococcum</i>	То же	66:18	0,57	33,03	То же

тое опушение листа (листовой пластинки)”. Оно контролируется моногенно. Отличия по форме узла и характеру его опушения (см. рис. 1.40, Б) в рамках проведенного исследования формализовать не удалось.

Генетическое разнообразие и таксономия диплоидных пшениц. Согласно большинству современных классификаций рода *Triticum*, диплоидная дикая пшеница *T. urartu* имеет статус вида [см. обзор Goncharov N.P., 2011]. Ранее этому виду неоднократно меняли статус и название: *T. armeniacum* Thum. ex Flaksb., *T. monococcum* subsp. *urartu* (Thum.) A. et D. Löve, *T. boeoticum* subsp. *urartu* (Thum.) Dorof., и до настоящего времени остается нерешенным вопрос его обособленности от *T. boeoticum* [Konovalov F.A. et al., 2010].

T. urartu и *T. boeoticum* наиболее четко дифференцируются по наличию–отсутствию бархатистого опушения листьев, поэтому постоянно возникает задача оценить достаточность столь “не очень надежного” отличия какими-либо еще дополнительными методами. Молекулярные исследования и сравнение непосредственно нуклеотидных последовательностей геномов могут дать возможность для более детального и точного определения происхождения и эволюции генома А пшениц.

5. Нуклеотидная вариабельность генов *Acc-1*, *Pgk-1* и *Vrn-1* у диплоидных и полиплоидных видов пшениц.

К.А. Головниной и др. [2009] был проведен анализ вариабельных участков трех ядерных генов (*Acc-1*, *Pgk-1*, *Vrn-1*). Выбор генов был основан на доступности их последовательностей из разных геномов пшеницы и наличии в базе данных GenBank. Основным критерием выбора этих генов являлось наличие вариабельности, достаточной для разработки геномспецифичных праймеров, и возможность исследования образцов полиплоидных видов рода *Triticum*.

Используя полные последовательности генов *Acc-1* и *Pgk-1*, выбрали несколько пар праймеров для амплификации геномов А и В полиплоидных пшениц, их специфичность проверили в филогенетическом анализе рода *Triticum* [Гончаров Н.П. и др., 20076; Golovnina K.A. et al., 2007; Goncharov N.P. et al., 2008].

Выбранный для амплификации участок гена *Acc-1* содержал район с 8 интрона по 12 экзон, а исследованный участок гена *Pgk-1* начинался во

втором экзоне и заканчивался в четвертом (рис. 4.21). В результате амплификации были получены фрагменты

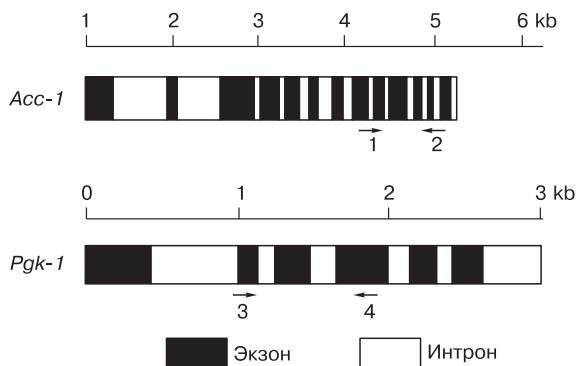


Рис. 4.21. Экзон-интронная структура генов *Acc-1* и *Pgk-1*: 1 – *Acc1T(2T)s*, 2 – *Acc1Ta new*, 3 – *Pgk4Ts*, 4 – *Pgk1Ta* расположение использованных в данной работе праймеров (из: [Головнина К.А. и др., 2009]).

ожидаемой длины, которая могла немного варьировать в зависимости от наличия соответствующих инсерций или делеций и составляла для гена *Acc-1* – 750 п.н., для гена *Pgk-1* – 690 п.н. Для амплификации промотора гена *Vrn-1* было использовано несколько пар праймеров, и длины полученных фрагментов варьировали в пределах от 140 до 1150 п.н. (подробнее см. раздел 2.6). Для всех полученных фрагментов были установлены нуклеотидные последовательности.

Ген *Acc-1*. При анализе последовательностей гена *Acc-1* была обнаружена делеция размером 46 п.н. в 11-м интроне (см. рис. 4.22, 4.23), по наличию или отсутствию которой все исследованные образцы можно было разделить на две группы. В первую группу попадают все последовательности генов *Acc-1* из генома А полиплоидных пшениц и *T. urartu*, а также часть последовательностей двух других диплоидных видов, *T. monococcum* и *T. boeoticum*. Внутри этой группы представители *T. monococcum* и *T. boeoticum* имеют специфическую нуклеотидную замену в позиции 3676 (A → G), а последовательности геномов А отличаются наличием в 10-м интроне нуклеотидной замены в позиции 3552 (T → C).

Вторая группа последовательностей, не содержащих 46 п.н. делеции, имеет специфическую нуклеотидную замену в позиции 3709 (T → C) и

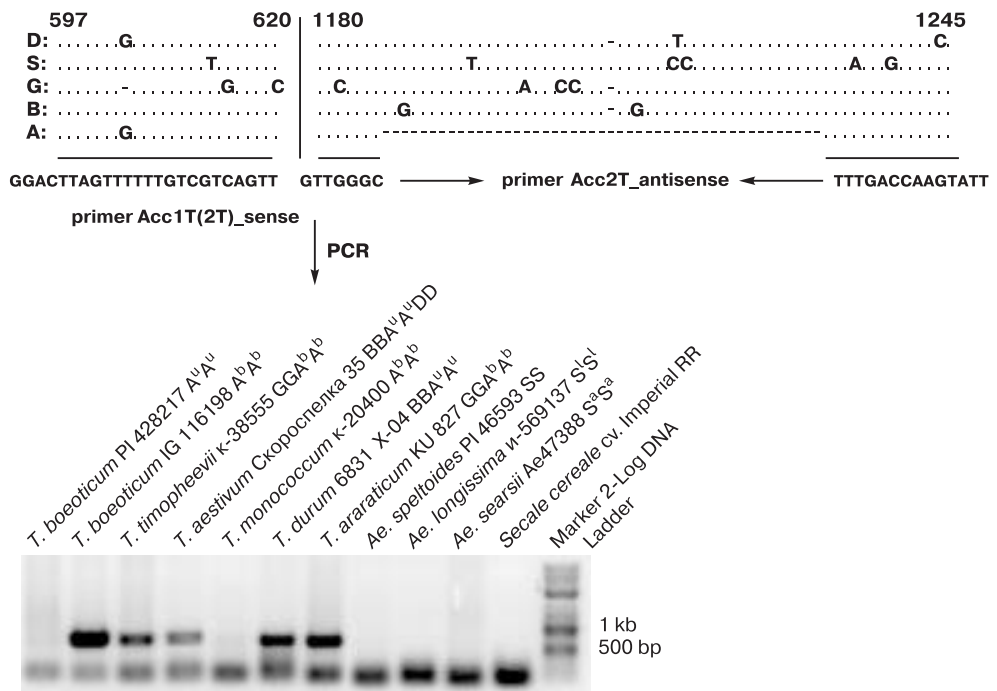


Рис. 4.22. Гетерогенные PCR диплоидных видов с использованием геном-специфических праймеров (из: [Goncharov N.P. et al., 2009]).

Отжиг сайтов для генома конкретной пары праймеров (*Acc1T* (2T)/*Acc2Ta*) и PCR-амплификации части гена *Acc-1* с использованием геном-специфических праймеров.

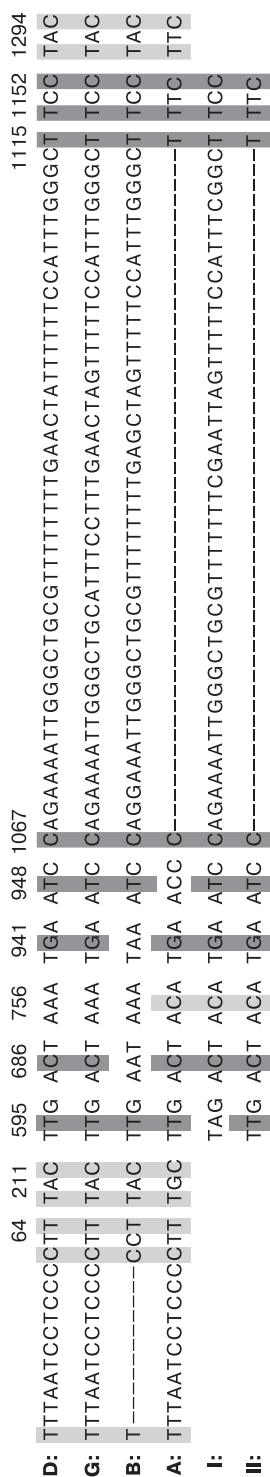


Рис. 4.23. Вывороченные сиквенсы гена *Acc-1* (из: [Goncharov N.P. et al., 2009]).

Показаны только сайты со значительной вариабельностью. Буквами слева указаны геномы полиплоидных видов пшениц. Римскими цифрами (I и II) обозначены два различных варианта (гаплотипа) генома А диплоидных видов.

включает в себя последовательности гена *Acc-1* геномов В и G полиплоидных видов и части образцов *T. monosocum* и *T. boeoticum*. Внутри данной группы обнаружены три уникальные нуклеотидные замены: С → А в позиции 3360 в геномах В, G и D; С → А в позиции 3290 в геномах В и Т → А в позиции 3199 у диплоидных видов.

Интересно, что последовательности гена *Acc-1* *T. sinskajae* (к-48993) – единственного голозерного представителя диплоидных видов и образца к-20970 культурной однозернянки *T. monosocum*, в популяции которой был обнаружен этот голозерный вид, относятся к разным группам. Однако выявленные между ними различия не видоспецифичны [Гончаров Н.П. и др., 20076].

Ген *Pgk-1*. Анализ последовательностей гена *Pgk-1* показал наличие значительной вариабельности у образцов *T. boeoticum*. Как отмечалось выше, все четыре генома пшениц (А, В, G, D) имеют уникальные последовательности гена *Pgk-1*. Не было обнаружено полиморфизма нуклеотидных последовательностей внутри каждого из элементарных геномов у полиплоидных пшениц.

В отличие от полиплоидных видов у диплоидных пшениц было обнаружено четыре различных полиморфных локуса в гене *Pgk-1*. Вариант I был общим для *T. urartu* и геномов А полиплоидных пшениц, указывая на их общее происхождение (рис. 4.24). Вариант II был обнаружен у *T. boeoticum* и *T. monosocum*, а варианты III и IV – только у *T. boeoticum* (см. рис. 4.24). Эти последовательности были уникальны и отличались от таковых других геномов пшениц и эгилопсов. Среди 12 проанализированных образцов *T. boeoticum* не было обнаружено последовательностей общих с *T. urartu* и геномом А полиплоидных пшениц. Эти результаты подтверждают ранее предложенные филогенетиче-

Сверху цифрами обозначены позиции в общем выравнивании и экзон-интронная структура исследуемого участка (см. рис. 4.21). Цветом обозначены замены и делеции (вставки).

Всего у изученных диплоидных образцов было установлено 26 последовательностей гена *Acc-1* (см. рис. 4.22) и 6 последовательностей гена *Pgk-1*. Последовательности участков промотора гена *Vrn-1* были установлены у 5 образцов эгилопсов, 29 образцов диплоидных пшениц, 12 геномов А и 11 геномов В полиплоидных видов. Для анализа вариабельности последовательностей геномов А в исследование были включены все доступные последовательности из базы данных GenBank. Выполненные первичные выравнивания трех генов (*Acc-1*, *Pgk-1*, *Vrn-1*) позволили успешно различить все 4 генома (А, В, G, D) полиплоидных пшениц. На основе полученных результатов сделано заключение, что диплоидные виды пшениц *T. urartu*, *T. boeoticum* и *T. monococcum* имеют различные варианты их геномов А, тогда как в геномах А полиплоидных видов пшениц практически никакой гетерогенности не обнаружено, за исключением таковой в промоторе гена *Vrn-1* [Головнина К.А. и др., 2009]. Вероятно, причинами этого являются относительно недавнее происхождение полиплоидных видов пшениц и эффект “бутылочного горлышка”, связанный с domestikацией потомств единичных растений пшениц (см. обзор Н.П. Гончарова и др. [2007a]).

343

Проведенный анализ еще раз подтвердил, что донором генома А для всех полиплоидных пшениц как группы Emmer, так и группы Timopheevii являлся диплоидный вид *T. urartu*. В то же время высокий уровень гетерогенности геномов диплоидных пшениц не позволил на данном этапе исследований найти видоспецифичный молекулярный маркер для геномов А^u и А^b, как ранее не удалось найти надежные биохимические маркеры [Конарев В.Г., 1975; Jaaska V., 1997; Goncharov N.P. et al., 1998]. Существование смешанных популяций в естественных условиях обитания *T. urartu* и *T. boeoticum* и отсутствие географической изоляции может приводить к возможности скрещивания их образцов и, как следствие, к обмену генетической информацией. Эксперименты по скрещиванию диплоидных видов пшениц дали неоднозначные результаты [Johnson B.L., Dhalliwal H.S., 1976], поэтому вопрос межвидовой изоляции у диплоидных пшениц остается открытым и требуются его дальнейшие исследования.

Изучение наследования морфологических признаков также показало, что гены, их контролирующие, у изученных диплоидных видов аллельны (см. табл. 4.3). Исключение составляют только гены, контролирующие видообразующие признаки у *T. sinskajae* [Гончаров Н.П. и др., 2007] и у *T. boeoticum* [Головнина К.А. и др., 2009].

6. Ретротранспозон BARE-1. В работе F.A. Konovalov et al. [2010] было продолжено исследование взаимоотношений *T. boeoticum* и *T. urartu* и на основе анализа сайтов встраивания ретротранспозона BARE-1 диплоидных пшениц (рис. 4.25) была построена дендрограмма (рис. 4.26). Всего было выявлено 249 бинарных маркеров. Указаны значения коэффициента достоверности (бутстрепа), исходя из анализа 10 000 реплик.

Диплоидные виды разделились на четыре группы, позиционируемые более или менее отдельно друг от друга: I – *T. urartu*; II – *T. boeoticum* ssp. *thaoudar*; III – большинство образцов *T. boeoticum* ssp. *boeoticum*; IV – сборная группа, состоящая из образцов культивируемого вида *T. monococcum* с некоторым числом образцов *T. boeoticum* ssp. *boeoticum* (Konovalov F.A. et al. [2010], см. рис. 4.26). Важно, что подвид *T. boeoticum* ssp. *thaoudar*, из которого был выделен вид *T. urartu*, оказался менее родственной возделываемому диплоидному виду *T. monococcum*, чем подвид *T. boeoticum* ssp. *boeoticum*. Кроме того, в Small Grains Collection USDA при использовании данного метода нами выявлен ряд дублетных образцов.

При этом три образца *T. urartu* (PI 428276, IG 116196 и к-33871) попадают в одну группу с *T. boeoticum* ssp. *thaoudar*. Вероятно, при наличии фенотипа *T. urartu* они либо были нами неверно классифицированы, либо данные представленного анализа не позволяют четко разделить два диплоидных вида, указывая на случай смешанной популяции. Этот результат вызывает дополнительные проблемы с аутентичностью диплоидных пшениц, так как два образца из них имели яровой тип развития и могли бы быть удобной моделью в дальнейших филогенетических исследованиях. Теперь же их придется исключить из таких работ для более тщательного исследования видовой принадлежности. Интересно, что их яровой тип развития, по нашим данным, является не типичным для вида *T. urartu* (см. табл. 2.3).

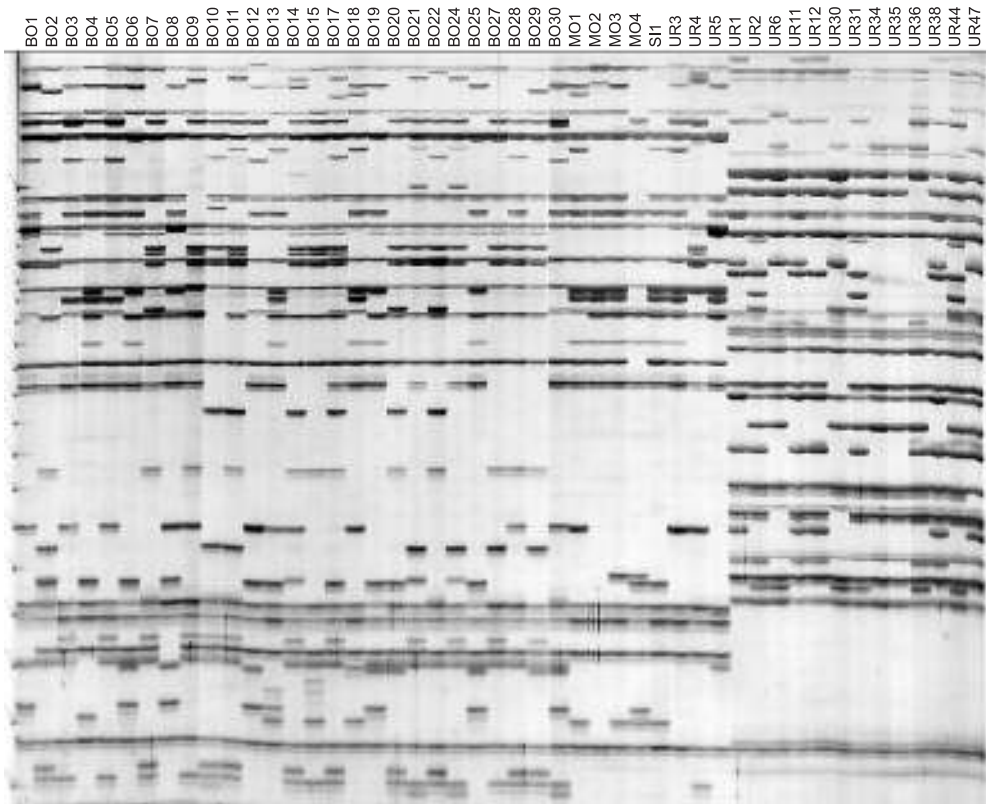


Рис. 4.25. Разнообразие BARE-1 у образцов диплоидных видов пшениц (из: [Konovalov F.A. et al., 2010]).

Часть образцов группы IV в локальных коллекциях генбанков *T. boeoticum* могут принадлежать к группе так называемых “вторично одичавших”, т. е. произошедших в результате гибридизации нативных *T. boeoticum* с образцами возделывавшейся рядом *T. monocosmum* [Zohary D., Hopf M., 2000]. “Восстановленный” вид несет часть генофонда исходного дикого вида и часть доместицированного. Окультуренный вид подвергается процессу “бутылочного горлышка”, когда в культуру было введено всего несколько образцов, и все биоразнообразие, не связанное с хозяйственно значимыми признаками, было существенно сокращено. При этом резко увеличивается вариабельность по признакам, по которым велся интенсивный отбор в культуре (см. табл. 1.4). Кроме того, темп накопления перестроек у пшениц разного уровня пloidности различен [Dvořák J., Akhunov E.D., 2005; Dubcovsky J., Dvořák J., 2007]. Необходимы дальнейшие эксперименты, чтобы получить более глубокое понимание взаимоотношений геномов А пшеницы.

Таким образом, анализ последовательностей генов *Acc-1* и *Pgk-1* позволяет предположить существование минимум трех разных линий генома А. Несмотря на то что взаимоотношения трех диплоидных видов пшеницы

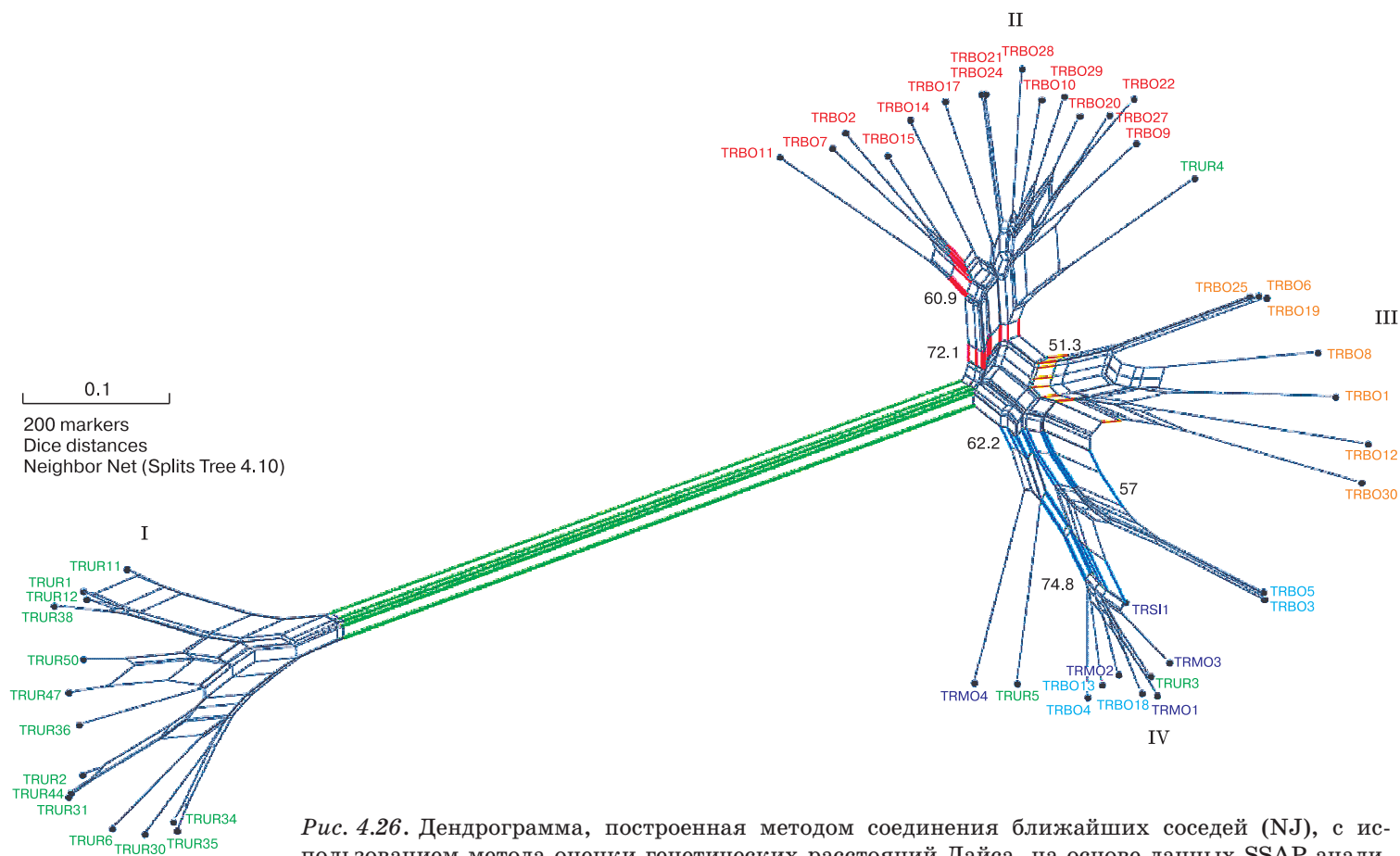


Рис. 4.26. Дендрограмма, построенная методом соединения ближайших соседей (NJ), с использованием метода оценки генетических расстояний Дайса, на основе данных SSAP-анализа ДНК диплоидных пшениц по сайтам встраивания ретротранспозона BARE-1 (из: [Konovalov F.A., et al. 2010]).

T. urartu, *T. boeoticum* и *T. monococcum* недостаточно изучены, все же можно сделать некоторые выводы. Во-первых, очевидно, что *T. urartu* был донором генома А для всех полиплоидных видов пшениц, так как только у этого вида последовательность гена *Pgk-1* идентична последовательностям этого гена у полиплоидных пшениц. Во-вторых, гаплотип гена *Pgk-1* дикой однозернянки *T. boeoticum* идентичен таковому культурной однозернянки *T. monococcum*, что подтверждает ранее сделанные выводы происхождения *T. monococcum* от *T. boeoticum* [Beijerinck M.W., 1884; и др.].

Геном В. С поиском возможного донора генома В ситуация обстоит сложнее. Уже первые результаты изучения гомологии генома В полиплоидных видов и геномов возможных предковых диплоидных видов привели исследователей к заключению о “модифицированности” генома В полиплоидных пшениц и только его частичной гомологии таковому исходного диплоидного вида-донора [Kihara H., 1924]. По крайней мере пять видов рода *Aegilops*, а именно *Ae. bicornis* (Forsk.) Jaub. et Spach (Э. двурогий), *Ae. longissima* Schweinf. et Muschl. (Э. удлинненный), *Ae. sharonensis* Eig (Э. растущий в Шароне), *Ae. searsii* (Э. Сипса), *Ae. speltooides* Tausch (Э. спельтоидновидный), т. е. все виды секции *Sitopsis* [Sarkar P., Stebbins G.L., 1956; Riley R. et al., 1958; Rees H., 1963] и даже, с какой-то вероятностью, однозернянки *T. monococcum* или *T. boeoticum* [Camara A., 1944] и *T. urartu* [Johnson B.L., 1972a,b] долгое время считались возможными донорами тех или иных хромосом или фрагментов хромосом генома В.

J. Jenkins [1929] в результате цитологического изучения гибридов от скрещивания *T. turgidum* с *Ae. speltooides* обнаружил формирование семи бивалентов и предположил, что этот диплоидный эгилопс был донором одного из двух геномов тетраплоидных пшениц. G. Pathak [1940], а позже P. Sarkar, G.L. Stebbins [1956], изучив морфологические признаки колоса, сделали предположение, что донором генома В является *Ae. speltooides* или близкий к нему вид. K. Kerby et al. [1990] отдали предпочтение *Ae. bicornis*, *Ae. longissima* или *Ae. searsii*, E. Sears [1941a; 1956], M. Tanaka [1955], H.C. Daas [1972] – *Ae. bicornis*, M. Feldman [1978] – *Ae. longissima* и *Ae. searsii*. Действительно *Ae. longissima*, *Ae. sharonensis* ближе к *Ae. speltooides*, чем к *Ae. bicornis*, *Ae. searsii* [Zhang P. et al., 2002]. K. Voda [1983] считал, что *Ae. sharonensis* несет хромосомы, подобные 1В, 2В, 4В (4А*? – Н.Г.), 5В и 7В *T. durum*, в то время как *Ae. speltooides* – подобные только двум: 5В и 7В. B.S. Gill, P.D. Chen [1987] предполагают, что хромосома 4В* была интрогрессирована в тетраплоидные пшеницы из *Ae. longissima*. Согласно классификации A. Eig [1929], виды *Ae. bicornis*, *Ae. longissima*, *Ae. sharonensis* (вид *Ae. searsii* в то время еще не был описан) относятся к одной группе секции *Sitopsis* – *Emerginata* Eig, тогда как *Ae. speltooides* и *Ae. aucheri* составляют другую его группу – *Truncata* Eig. При гибридизации видов одной группы секции *Sitopsis* с видами другой наблюдалась несовместимость [Tanaka M., 1955]. T. Jenkins [1929] в результате цитологического изучения гибридов *T. turgidum* с *Ae. speltooides* предположил, что последний вид и был донором второго генома тетраплоидных пшениц. R. Riley et al. [1958] показали, что *Ae. speltooides* – единственный из всех

видов секции *Sitopsis* имеет две пары хромосом со спутниками. Позже Е. Badaeva et al. [1996] обнаружили у *Ae. speltooides* два локуса, контролирующих рибосомальную РНК на хромосомах 1 и 6, в то время как другие виды эгилопсов секции *Sitopsis* имеют их на хромосомах 5 и 6. Еще ранее было показано, что хромосомы этого вида по своей конфигурации сходны с хромосомами *T. turgidum* [Pathak N., 1940]. Однако использование для определения родства видов стандартной в таких случаях методики – изучения конъюгации хромосом у межвидовых гибридов *Ae. speltooides* с тетраплоидными пшеницами невозможно из-за подавления *Ae. speltooides* активности гена *Ph*, препятствующего конъюгации гомеологов у полиплоидных пшениц [Riley R., Chapman V., 1958]²⁷. Вследствие этого хромосомы *Ae. speltooides* конъюгируют с хромосомами геномов как А, так и В тетраплоидных пшениц. Кроме того, наличие у *Ae. speltooides* добавочных хромосом также влияет на результаты конъюгации гомеологов [Tanaka M., Kawahara T., 1982]. *Ae. longissima* дает низкий уровень конъюгации хромосом при межвидовой гибридизации с твердой пшеницей [Сорокина О.Н., 1934]. Подобные результаты получены при скрещивании амфиплоида S'S'A^bA^b (*Ae. longissima* + *T. boeoticum*) с полбой М. Tanaka [1956].

Ae. searsii морфологически и по составу видоспецифических антигенов близок к *Ae. longissima* [Пенева Т.И., Конарев В.Г., 1982], но отличается от других видов секции *Sitopsis*. В то же время в более поздних исследованиях А.В. Конарев с соавт. [1985] обнаружили как исчезновение, так и неполное проявление маркерного для ряда видов секции *Sitopsis* антигена D у созданных Е.Г. Жировым [1989] амфиплоидов с разными геномами S видов секции *Sitopsis* вместо генома D мягких пшениц. В работах с использованием молекулярно-генетических методов показано, что один из подвидов *Ae. speltooides* более близок не только к геному G, но и к В тетра- и гексаплоидных пшениц [Tsunewaki K., 1988; Miyashita et al., 1994; Sasanuma T. et al., 1996]. Сложность, с которой столкнулись исследователи при определении филогенетического родства этого вида, обусловлена значительным внутривидовым полиморфизмом *Ae. speltooides* (в том числе и по митохондриальному геному [Tsunewaki K., 1988]). Высокий уровень полиморфизма *Ae. speltooides* не в последнюю очередь обусловлен способом размножения (вид является факультативным самоопылителем [Богуславский Р.Л., Голик О.В., 2004; Hammer K., Matzk F., 1993; Kononov A.A., Goncharov N.P., 1996]). При значительной плотности популяции он ведет себя как перекрестник (рис. 4.27). Возможно, этим можно объяснить тот факт, что С-исчерченность хромосом этого вида в экспериментах B.S. Gill, G. Kimber [1974] и G. Hadlaczky, A. Belea [1975] отличалась от наблюдавшейся в работах А.Т. Natarajan, N.P. Sarma [1974]. Результаты первых отвергают сходство между хромосомами *Ae. speltooides* и геномом В полиплоидных пшениц, результаты последних авторов свидетельствуют об об-

²⁷ Использование молекулярно-биологических методов для сравнения гомологии хромосом видов пшениц и *Ae. speltooides* пока затруднительно. Хотя первые шаги для проведения такой работы уже сделаны [Cenci A. et al., 2003; Akhunov E. et al., 2005].

Рис. 4.27. Открытое цветение у *Ae. speltooides*.

ратном. Кроме того, В. Maestra, Т. Naranjo [1998] обнаружили полиморфизм по двум хромосомам у этого вида. Заметим, что, и мягкая пшеница оказалась полиморфной по С-исчерченности хромосом [Бадаева Е.Д., 2000; Friebe B., Gill B.S., 1994]. Изучая запасные белки зерна, О. Hall, B.L. Johnson [1966] показали, что *Ae. bicornis* не может быть донором генома В. По электрофоретическим спектрам эстераз [Яска В., 1974; Nakai Y., 1978] и фосфотаз [Яска В., 1974] этот вид также отличался от генома В тетра- и гексаплоидных пшениц. J. Van Bragt et al. [1967] не обнаружили пеонидина у форм *Ae. bicornis* с окрашенным колеоптилем, имеющегося у всех изученных полиплоидных видов пшениц. Иммунохимический анализ глиадинов зерна *Ae. sharonensis* показал наличие у этого вида специфического антигена, отсутствующего у тетраплоидных пшениц секции *Dicoccoides* [Конарев В.Г. и др., 1976]. Вероятнее всего, и сам этот имеющий очень ограниченный ареал вид произошел в результате межвидовой гибридизации *Ae. bicornis* и *Ae. longissima* [Пенева Т.И., Мигушова Э.Ф., 1973; Rees H., 1963; Rees H., Walters M.R., 1965; Waines J.G., Johnson B.L., 1969, 1972]. Кроме того, ареал *Ae. speltooides* шире, чем у других видов секции *Sitopsis*, и его основная часть расположена севернее, чем у остальных видов. Это тоже косвенным образом свидетельствует о большей вероятности вовлечения этого вида в процессы гибридизации и становления тетраплоидных видов пшениц.

Интересно, что генетические карты хромосом геномов В и G полиплоидных видов пшениц, построенные с использованием микросателлитов, короче таковых донора этих геномов *Ae. speltooides* [Dobrovolskaya O. et al., 2011].

Доноры геномов А и G видов секции *Timopheevii*. F. Lilienfeld, H. Kihara [1934] предположили, что тетраплоидный вид *T. timopheevii* произошел в результате спонтанной гибридизации *Ae. speltooides* с *T. boeoticum* и последующей амфиплоидизации. И хотя еще до 70-х годов прошлого века существовало мнение о его автополиплоидном происхождении от *T. monosocum* [Беридзе Р.К., Горгидзе А.Д., 1970], Д. Костов [1936,

1937] ранее предположил, что геном *A. T. monosocum* гомологичен одному из элементарных геномов *T. timopheevii*. Позже с использованием биохимических методов были получены данные, подтверждающие эту гипотезу [Губарева Н.К. и др., 1975; Jaaska V., 1997]. Однако была высказана и другая гипотеза и показана высокая схожесть генома *A. T. timopheevii* с таковым геномом мягких пшениц [Winkle M.E., 1976]. Молекулярно-биологическими методами показано, что *T. urartu* является донором элементарного генома *A* полиплоидных пшениц как секций эволюционной линии Emmer, так и секции *Timopheevii* [Dvořák J. et al., 2006; Kilian B. et al., 2007a,b; Goncharov N.P. et al., 2008].

Второму геному тетраплоидных пшениц этой секции F. Lilienfeld, H. Kihara [1934] присвоили символ G. Однако Д. Костов [1937, 1940] предположил частичное сходство генома В тетраплоидных пшениц секций эволюционной линии Emmer с геномом G видов секции *Timopheevii* и присвоил этому геному символ β. B. Giorgi, A. Bozzini [1969] сообщили о значительном сходстве между хромосомами *Ae. speltooides* и *T. timopheevii*. Эти наблюдения послужили отправной точкой для гипотезы монофилитического происхождения пшениц. Гипотеза о том, что *Ae. speltooides* мог быть одновременно донором геномов В и G нашла подтверждение и при изучении ДНК-маркеров [Breiman A., 1987; Gill B.S., Appels R., 1988; Dvořák J., Zang H.B., 1990; Terachi T., Tsunewaki K., 1992; Sasanuma T. et al., 1996; и др.]. М. Feldman [1966], анализируя гибриды между *T. timopheevii* и линиями мягкой пшеницы, маркированными дителоцентрическими хромосомами, пришел к выводу о сходстве геномов G и В. Позже к такому же выводу пришли М. Maestra, T. Naranjo [1999], использовавшие С-окрашивание межвидовых гибридов *T. aestivum* на *T. timopheevii* и *T. durum* на *T. timopheevii*. А.В. Конарев с соавт. [1971] выявили у пшеницы Тимофеева наличие сходных с *Ae. speltooides* электрофоретических спектров глина. Молекулярно-биологические методы также подтвердили участие *Ae. speltooides* в становлении полиплоидных видов секции *Timopheevii* [Goncharov N.P. et al., 2008].

Наличие двух цитоплазм в роде *Triticum* также говорит о возможности дифилитического происхождения пшениц [Tsunewaki K. et al., 1976; Mori N., Tsunewaku K., 1995]. Ранее подобная гипотеза базировалась на результатах гибридологического и цитологического анализа [Ерицян А.А., 1928; Светозарова В.В., 1929; Lilienfeld F., Kihara H., 1934]. Однако и у этой гипотезы были противники [Tanaka M. et al., 1978]. Факт нескрещиваемости тетраплоидных видов секции *Timopheevii* с видами секций эволюционной линии Emmer E.B. Wagenaar [1961] объясняет наличием структурных перестроек в геноме В. Еще ряд инверсий в этом геноме был описан позже [Maestra M., Naranjo T., 1999]. Е.Д. Бадаева [2000], W.R. Gerlach et al. [1978] показали наличие перичентрической инверсии с участием хромосомы 4В. Заметим, что виды эволюционных линий *Timopheevii* и Emmer имеют разные типы цитоплазм, что также влияет на оценку скрещиваемости видов, к ним принадлежащих.

Единственный гексаплоидный вид секции *Timopheevii* *T. zhukovskyi* ($2n = 6x = 42$) произошел в результате скрещивания тетраплоидного вида

T. timopheevii с диплоидной культурной однозернянкой *T. monosocum* с последующей амфиплоидизацией. Вид был выделен из местной популяции “Зандури” [Пшеницы..., 1976], в которой *T. zhukovskyi* выращивался местными жителями Западной Грузии в смеси с тетраплоидным видом *T. timopheevii* и диплоидным *T. monosocum*. На рис. 4.19 представлены ареалы, которые ранее занимали возделываемые виды данной секции. При этом дикий тетраплоидный вид *T. araraticum* из этой секции занимает значительно более широкий ареал, чем domesticiрованный вид *T. timopheevii*.

Донор плазмона секции *Timopheevii*. Биохимические исследования К. Chen et al. [1975] показали, что хлоропластный геном в *T. timopheevii* был внесен вместе с ядерным геномом G при гибридизации *Ae. speltooides* с диплоидной пшеницей. Позже К. Tsunewaki, Y. Ogihara [1983] уточнили, что таковым, скорее всего, был *Ae. aucheri*. (Не все исследователи возводят *Ae. aucheri* в ранг вида (см., например, M.S. Chennaveeraiah [1960] или К. Hammer [1980]).) Большинство считают его подвидом *Ae. speltooides* – *Ae. speltooides* ssp. *speltooides*, в то время как *Ae. speltooides* относят к *Ae. speltooides* ssp. *ligustica* [Witcombe J.R., 1983]. Заметим, что основным диагностическим признаком *Ae. aucheri* является безостость. Поскольку безостость *Ae. aucheri* контролируется рецессивным геном *awl* (от англ. – awnedlessness) [Гончаров Н.П., Коновалов А.А., 1996], то в данном случае только “остистость” является надежным диагностическим признаком при разделении этих подвидов (видов). В настоящее время *Ae. speltooides* признается большинством исследователей донором цитоплазмы для тетраплоидных пшениц с геномом GGAA [Ogihara Y., Tsunewaki K., 1988]. Это было показано при получении амфиплоидов с цитоплазмой *T. boeoticum* [Maan S.S., Lucken K.A., 1971; Panajotov I., Gostov K., 1973; Suemoto H., 1973]. Исследования показали, что хлоропластный геном в *T. timopheevii* был привнесен вместе с ядерным геномом G, т. е. при гибридизации *Ae. speltooides* с дикой однозернянкой *T. urartu* [Winkle M.E., 1976; Dvořák J. et al., 2006; Kilian B. et al., 2007a,b; Goncharov N.P. et al., 2008].

Донор плазмона секций эволюционной линии Emmer. Y. Ogihara, K. Tsunewaki [1988] полагают, что донором цитоплазмы для тетра- и гексаплоидных пшениц эволюционной линии Emmer мог быть несуществующий в настоящее время вид секции *Sitopsis*, так как соответствия цитоплазмы ни у одного из современных видов этой секции с таковой этих полиплоидных пшениц нет. Возможно, что различия между их типом цитоплазмы и цитоплазмой вида-донора возникли в результате эволюции этих видов уже после объединения видов с элементарными геномами в первичный тетраплоид. (Всего же в пределах родов *Triticum* и *Aegilops* были выявлены девять основных плазмотипов [Tsunewaki K., 1988], из них у пшениц – только три (см. рис. 4.7).) Правда эти авторы считают возможным существование двух типов цитоплазм у *Ae. speltooides*. S.S. Maan [1973] обнаружил существование внутривидовых цитоплазматических различий у *Ae. speltooides*, что в дальнейшем было подтверждено [Tsunewaki K. et al., 1976]. Y. Ogihara, K. Tsunewaki [1988] обнаружили два типа цитоплазм у дикого тетраплоидного вида *T. dicoccoides*. Причем один из них был идентичен цитоплазме секции *Timopheevii*. (Возможна неточная иден-

тификация экспериментального материала, и был изучен *T. araraticum* вместо *T. dicoccoides*.)

В настоящее время *Ae. speltoides* признается большинством исследователей донором цитоплазмы для тетраплоидных пшениц как с геномом GGAA, так и с геномом BBAA [Ogihara Y., Tsunewaki K., 1988].

Происхождение тетраплоидных видов. А. Декандоль [1885] рассматривал вопрос о происхождении каждого из видов пшениц отдельно, не имея информации для решения вопроса о происхождении пшениц в целом. С тех пор это стало нехорошей традицией, и такой не очень удачный подход был использован и рядом других исследователей. Первичный амфиплоид секции *Dicoccoides* возник значительно раньше, чем первичный амфиплоид секции *Timopheevii* [Фляксберггер К.А., 1935; Giorgi B., Bozzini A., 1969; Конарев В.Г. и др., 1976]. Есть предположение, что *T. dicoccoides* является древнейшим тетраплоидным видом, в процессе эволюции которого выделились экологические группы, отличающиеся друг от друга не только морфологически. Вполне возможно, что культурная двузернянка (полба) *T. dicocum* была domesticiрована более одного раза, и о времени ее введения в культуру можно только спекулировать на основании очень неполных археологических данных, так как истоки ее происхождения уходят в “дописьменный” период человеческой истории.

Однако, как справедливо пишет Дж.Р. Харлан [1973], “если говорить честно, мы должны признать, что знаем слишком мало о происхождении любой из старых сельскохозяйственных культур...” (с. 9).

Около 7000 лет до н. э. культурная двузернянка (*T. dicocum*) выращивалась в Старом Свете уже на значительных площадях [Hole F. et al., 1965].

Донор генома D. Третий геном гексаплоидных пшениц был обозначен D (от немецкого названия спельты – Dinkel). О.Н. Сорокина [1937] на основании скрещиваний *Ae. ventricosa* с тетра- и гексаплоидными пшеницами пришла к выводу, что геном этого эгилопса не гомологичен геномам А и В полб и гомологичен геному D мягкой пшеницы. Ранее К. Sax, Н. J. Sax [1924] показали наличие семи бивалентов у гибридов между мягкой пшеницей и *Ae. cylindrica* Host и предположили возможность происхождения мягкой пшеницы в результате скрещивания тетраплоидной пшеницы с одним из видов рода *Aegilops*. Более поздние исследования подтвердили их правоту. Донором генома D, по единодушному мнению исследователей, является вид *Ae. squarrosa* (=syn. *Ae. tauschii* Coss.) [Pathak N., 1940; Kihara H., 1944; McFadden E.S., Sears E.R., 1946], точнее его подвид *strangulata* Eig [McFadden E.S., Sears E.R., 1946; Riley R., Chapman V., 1960; Jaaska V., 1980; Nishikawa K., 1983; Pestsova E. et al., 2000; Huang L. et al., 2011; и др.], который объединился в результате гибридизации и последующей амфидиплоидизации с тетраплоидной пшеницей, имевшей геном BBAA^uA^u. Подвид *strangulata* (рис. 4.28, А) характеризуется появлением дополнительных второстепенных антигенов и новых компонентов в электрофоретическом спектре глиадинов, и поэтому исследователи считают его более эволюционно “молодым”, чем подвид *eu-squarrosa* (см. рис. 4.28, Б) [Хакимова А.Г., Гаврилюк И.П., 1973; Конарев В.Г. и др., 1976].

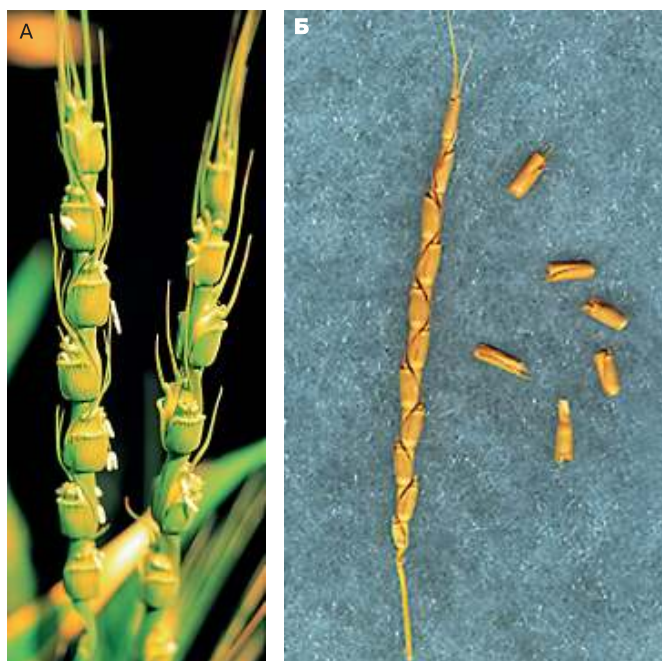


Рис. 4.28. Подвиды *Aegilops squarrosa*.

А – ssp. *strangulata* (<http://www.k-state.edu/wgrc/Germplasm/Aegilops/tauschii.html>), Б – ssp. *eu-squarrosa* (<http://en.citizendium.org/wiki/Wheat>).

Все вышеизложенное можно суммировать в виде схемы происхождения основного культивируемого в роде *Triticum* аллогексаплоида ($2n = 6x = 42$) – мягкой пшеницы, возникшего путем естественной гибридизации трех диплоидных форм, относящихся к родам *Triticum* и *Aegilops* (см. рис. 4.6).

При построении филогенетических схем пшениц важно заметить, что диплоидный культурный вид *T. monosocum* был одомашнен значительно позднее (наиболее ранние находки в Wadi ai-Ji Bet 7 датируются 9,5 тыс. лет до н. э.) [Nesbitt M., 2002], чем тетраплоидный *T. dicocum* (за 11,2 тыс. лет до н. э.).

Происхождение гексаплоидных пшениц. Сложнее обстоит дело с выявлением тетраплоидного вида пшеницы, послужившего материнской формой для первичного гексаплоида (см. рис. 4.6). О.Ф. Cook [1913] его происхождение связывал с гибридизацией дикой полбы Израиля с каким-либо из видов эгилопсов. J. Persival [1921] предположил, что мягкая пшеница произошла в результате скрещивания одного из видов группы полбы с *Ae. cylindrica* Host, указав на признаки, отличающие ее от полбы. К таковым он отнес тонкостенность полой соломины, прочный, не распадающийся на членики при созревании колос, отсутствие килля на колосковой чешуе, их округлость, сравнительно короткие (относительно общей длины колоса) ости у остистых разновидностей и наличие полуостистых и безос-

тых форм. Согласно гипотезе Н. Kihara [Kihara H., Lilienfeld F., 1949; Kihara H., 1965], исходным тетраплоидом был *T. persicum* Vav. (синоним *T. carthlicum*). Этой точки зрения придерживался и М. Tanaka [1959]. Исходя из нее первичная гексаплоидная форма изначально имела легкий обмолот²⁸ и обладала достаточно прочным, не распадающимся на членики при созревании колосовым стержнем. Кроме того, считается, что более древними являются озимые формы [Регель Р.Э., 1922; Тахтаджян А.Л., 1970]. Вид *T. carthlicum* представлен только яровыми образцами [Goncharov N.P., 1998], причем районы его основного распространения в Армении, Турецкой Армении и Южной Грузии [Гандилян П.А., 1972а] не предполагают возможности обнаружения у этого вида озимых форм [Гончаров Н.П., 2002]. Интересно, что гексаплоиды с трудным обмолотом (настоящие полбы), вероятнее всего, были вторичными по происхождению [Вавилов Н.И., 1926], а следовательно, появились в результате спонтанной гибридизации мягкой пшеницы с пленчатым тетраплоидным видом [Фляксбергер К.А., 1930]. Следует отметить, что некоторые тритикологи считают пленчатые ломкоколосые виды секций *Monococcon* Dum., *Timopheevii* и *Dicoccoides* первичными [Ларионов Д., 1914; Schulz A., 1913]. Более того, первый голозерный возделываемый тетраплоид авторы представляют по-разному: М.Е. Kislev [1979/1980] предположил, что таковым был гипотетический вид *T. parvicocum* Kislev, в то время как Р.А. Удачин [1991] полагает, что таковой была голозерная пшеница *T. protopersicum* Udacz. Первый ископаемый голозерный вид *T. parvicocum* Kislev описывает по находкам в слоях, датированных ранним неолитом [Kislev M.E., 1979/1980].

Гипотеза вторичного происхождения спельты долгое время основывалась на отсутствии *T. spelta* в азиатском регионе. Однако ее обнаружение в Туркмении [Мортинсон, цит. по: Якубцинер М.М., 1966; Удачин Р.А., 1976], в Армении [Туманян М.Г., 1933], в Иране²⁹ [Kuckuck H.,

²⁸ Заметим, что к настоящему времени не обнаружено голозерных форм у *Ae. squarrosa*, поэтому любой гексаплоидный амфиплоид, полученный в результате гибридизации с этим видом, будет пленчатым. В нашем распоряжении имеется почти голозерный (“слабопленчатый”) мутант М. Feldman’a этого вида, любезно предоставленный проф. Е.А. Салиной (ИЦиГ СО РАН, г. Новосибирск). Однако его использование в качестве отцовской формы не позволяет получить голозерный амфиплоид при гибридизации с диплоидными пшеницами (см. рис. 4.29). Интересно, что он характеризуется сильной ломкоколосостью по сравнению с другими амфиплоидами такого типа.

²⁹ Более ранние азиатские находки *T. spelta* André Michaux (Michaux) в 1783 г. в горах у Хамадана в Персии (цит. по: [Фляксбергер К.А., 1915, с. 128]) и П.М. Жуковского (цит. по: [Якубцинер М.М., 1966]), в силу сложившихся представлений о распространении этого вида, не были оценены тритикологами. Интересно, что уже К.А. Фляксбергер [1915] не нашел в европейских гербариях оригинальных сборов А. Michaux, описанных F. Alefeld [1866]. В.Ф. Дорофеев [1970] полагал их гибридогенное происхождение от спонтанного скрещивания мягкой и(или) карликовой пшеницы с каким-либо из тетраплоидных пленчатых видов. Анализ азиатских спельт с применением метода дифференциальной окраски не позволил сделать каких-либо выводов об их происхождении [Дедкова О.С. и др., 2004]. Не прояснил ситуацию и анализ запасных белков [Романова Б.А. и др., 2001; Брежнева Т.А. и др., 2010].

Рис. 4.29. Амфиплоид TD20+TQ27 М. Feldman'a (геном AⁿAⁿDD).



Schieman E., 1957], а позже в Азербайджане [Мустафаев И.Д., цит. по: Якубцинер М.М., 1966] позволяет в настоящее время не согласиться с этой гипотезой. Хотя еще Д. Ларионов [1914] на основании сравнительно морфологического изучения гексаплоидных видов рода *Triticum* полагал, что *T. spelta* является исходной формой для мягкой пшеницы³⁰, и начальные очаги культуры пшеницы следует искать не в Европе, а в Азии. Более того, некоторые авторы предполагают что *T. persicum* (*T. carthlicum*) – результат скрещивания мягкой пшеницы с пленчатыми тетраплоидами.

Н. Kihara [1965] полагал, что мягкая пшеница произошла от скрещивания *T. spelta* с *T. compactum*. Однако в настоящее время показано, что *T. compactum* является более молодым видом [Бадаева Е.Д., 2000]. J. Percival [1921] считал возможным параллельное происхождение и развитие гексаплоидных видов пшениц *T. aestivum* и *T. spelta*. Его предположение ведет к гипотезе полифилетического происхождения гексаплоидных пшениц. С такой точкой зрения согласуется и высказанная J.R. Harlan [1961], правда для ячменя, концепция диффузного центра происхождения, основанная на том, что эволюция не является уникальным процессом, и культурные растения эволюционируют везде, где они возделываются³¹. В.Ф. Дорофеев и др. [1979] считали косвенным подтверждением возможности происхождения мягкой пшеницы от *T. spelta* отсутствие ломкости колосового стержня у эндемичного для Турции вида спельты *T. vavilovii* (Thum.) Jakubz. Однако у самих спельт обнаружено два типа ломкости колоса – кроме характерного для полб может присут-

³⁰ В то же время отсутствие археологических находок *T. spelta* ранее голозерных гексаплоидных форм не согласуется с такими филогенетическими реконструкциями [Nesbitt M., Samuel D., 1996].

³¹ Возможно, что для происхождения диплоидных культур это верная (правдоподобная) гипотеза, но для возникновения аллополиплоидов нужно, чтобы везде произрастали родительские формы, необходимые для скрещивания и последующей амфиплоидизации.

ствовать и тип, характерный для *Ae. squarrosa* (см. рис. 1.27). Высказывалась гипотеза о том, что разные типы ломкоколосости характерны для европейского и азиатского подвидов спельты. Изучая полиморфизм изоферментов, контролируемых генами генома A^u , V. Jaaska [1978] предположил независимое происхождение европейского подвида спельты от азиатского. В случае происхождения европейских форм спельты в результате скрещивания *T. aestivum* с *T. dicoccum* азиатский подвид *T. spelta* может являться предковым для мягкой пшеницы.

Высказана гипотеза о первичности азиатского подвида спельты и вторичности происхождения европейского подвида [Andrews A.C., 1964]. Однако это филогенетическое построение до сих пор не подтверждается археологическими данными, хотя и является, с точки зрения многих современных тритикологов, очень вероятным [Feldman M., 2001]. В своем обзоре M. Nesbitt [2001] сообщает, что в Центральной Европе, согласно археологическим находкам, спельта появилась в эпоху ранней бронзы (2,2–1,5 тыс. лет до н. э.), т. е. более чем на две тысячи лет позднее голозерной гексаплоидной пшеницы, появившейся здесь уже в раннем неолите (5,4–4,9 тыс. лет до н. э.). Самой ранней археологической находкой *T. spelta* на Ближнем Востоке является таковая из Yarin Tere I, датированная временем около 8 тыс. лет назад [Kislev M.E., 1984a], в то время как обнаруженные в этом регионе остатки мягкой пшеницы старше ее как минимум на тысячу лет [Nesbitt M., 2001].

Н. Kuckuck [1964] полагал возможным параллельное независимое происхождение разных групп спельты, т. е. ее европейского (ssp. *spelta*) и азиатского (ssp. *kuckuckianum* Gökg.) подвидов³². Независимое происхождение европейской спельты от азиатской декларируется и рядом других исследований (см., например, M. von Büren [2001], О.С. Дедкова и др. [2004]).

Неоднократно сообщалось о находках голозерных гексаплоидных пшениц в двух ранне неолитических поселениях на юго-востоке Турции в Can Hasan III (7000–6400 гг. до н. э. [French D.H. et al., 1972; Hillman G.C., 1978] и Cafer Höyük (7000–6000 гг. до н. э. [de Moulins D., 1993]), хотя позже и было предположено [Maier U., 1996; Nesbitt M., Samuel D., 1996], что это, возможно, были образцы тетраплоидных пшениц. Последнее заключение базируется частично на том основании, что появление первой гексаплоидной пленчатой пшеницы *T. spelta* произошло в Прикаспийе не раньше 7000–6000 гг. до н. э. [Zohary D., Hopf H., 1988, 2000].

Таким образом, в настоящее время в происхождении гексаплоидных пшениц очевидно, что они могли появиться только в зоне произрастания донора элементарного генома D ssp. *strangulata* *Ae. squarrosa*, т. е. в области, простирающейся от бывшего советского Закавказья до южного берега Каспийского моря и севера Центрального Ирана (рис. 4.30). Однако

³² Интересно заметить, что все образцы, которые видел я и которые осматривал в посевах Н. Kuckuck'a в Германии ранее проф. Р.А. Удачин, не были "настоящими" спельтами, а представляли собой разновидность мягкой пшеницы, известную под названием subprol. *speltiforme* Vav.

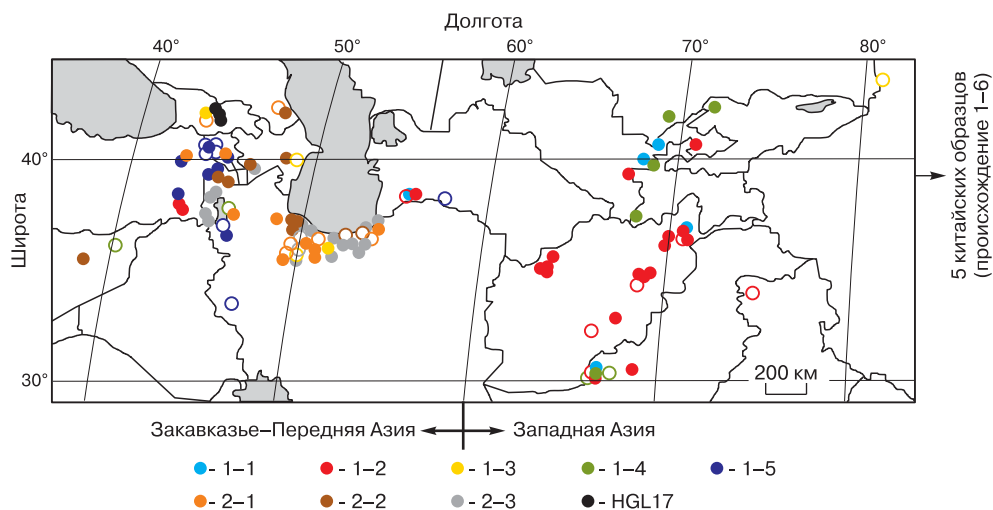


Рис. 4.30. Географическое распределение образцов подлиний L1 и L2 *Ae. squarrosa* (по: [Mizuno N. et al., 2010]).

Незалитые кружки – образцы определены как примеси (admixtures). HGL17 – три уникальных образца.

гибридизация могла произойти и в южной части Закавказья или северо-восточной части Плодородного полумесяца, т. е. там, где ареал вида *Ae. squarrosa* перекрывается с ареалом дикой тетраплоидной пшеницы *T. dicoccoides*³³. В то же время гибридизация ssp. *strangulata* *Ae. squarrosa* с возделываемым тетраплоидным видом *T. dicoccum* могла произойти уже в более широких границах. Однако в настоящее время ни *T. dicoccoides*, ни *T. dicoccum* не подходят в качестве доноров тетраплоидного компонента для гексаплоидных пшениц, и область происхождения гексаплоидных пшениц снова не очень очевидна. Обнаружено еще высказывание китайских исследователей о возможности независимого происхождения мягкой пшеницы в Китае [Yen C. et al., 1988]. Однако данное событие маловероятно, так как показано, что геном D китайских мягких пшениц ближе к таковому образцов ssp. *strangulata* из Закавказья и Прикаспия, чем к геному образцов *Ae. squarrosa*, обнаруженных на территории Северо-Западного Китая [Lagudah E.S. et al., 1991].

В конце XIX в. в систематике растений появляется направление, учитывающее географическое распределение систематических единиц [Коржинский С., 1892]. Объединение заложенных в них взглядов с работами А. Декандоля [1885], касающимися мест происхождения возделываемых

³³ Правда в данной гипотезе присутствует еще одна натяжка. Очень вероятно, что *T. dicoccoides* не является диким видом, а, скорее всего, представляет собой одичавший культурный (культивируемый) вид. Об этом косвенно говорит тот факт, что из всех тетраплоидных возделываемых видов размеры его зерновок уступают только *T. polonicum*, а урожайность даже при произрастании в “естественных условиях” приблизительно равна 4–8 ц/га.

растений, привело Н.И. Вавилова [1965] к концепции центров разнообразия культурных растений, в том числе и пшениц.

Из работ, касающихся уточнения районов происхождения полиплоидных пшениц, следует указать на исследование П.Н. Филимонова [1992]. Им был осуществлен поиск районов произрастания пшениц с нулевой витаминной реакцией, на основании чего был сделан вывод о районе г. Кабула (Афганистан) как первичном центре происхождения мягкой пшеницы. В то время как В.Ф. Дорофеев [1966а] полагал, что гибридизация тетраплоидных пшениц с *Ae. squarrosa* могла иметь место многократно и в различных местах перекрытия ареалов этих видов.

Одной из ключевых проблем в решении вопросов происхождения пшениц является феномен их доместикации.

Хотя доместикация – “процесс исторического преобразования” диких животных и растений в домашние и культурные, т. е. “специфически приспособленные к удовлетворению разнообразных потребностей человека” [Беляев Д.К., 1972, с. 39], и у первых, и у вторых имеет схожие векторы, тем не менее, она шла различно. У животных она привела к сильнейшему изменению всей их морфофизиологической организации, вызвав к жизни такие их формы, которые не могут существовать в условиях природы. Исключение – феномены одичания дикой собаки динго *Canis lupus dingo* Meyer в Австралии [Savolainen P. et al., 2004], а также завезенной после открытия Америки из Европы в Парагвай домашней свиньи *Sus scrofa* L. и разбежавшейся по окрестным лесам во время Гражданской войны в этой стране [Leonard A. et al., 2011]. У растений же изменения, как правило, затрагивали всего несколько признаков. Кроме того, в разных семействах доместикация шла по-разному. Например, у злаков, к которым относятся и пшеницы, в отличие от растений других семейств, “синдром доместикации” (гипертрофированное увеличение размеров органов, используемых человеком) [Hammer K., 1984; Doebley J.F. et al., 2006] не имел кардинального значения.

4.2.2. История доместикации пшениц

Несмотря на то что доместикация мягкой пшеницы – судьбоносное событие для всей нашей цивилизации, мы очень мало знаем, как это могло происходить, хотя история рода *Triticum* почти целиком прошла в условиях культуры. Рассмотрим основные имеющиеся на данный момент данные. Истоки доместицирования культурных растений уходят в “дописьменный” период человеческой истории, и о времени введения в культуру видов пшениц можно только спекулировать на основании очень неполных археологических данных (табл. 4.4).

Археологические данные позволяют сделать заключение, что первыми в Передней Азии были доместицированы злаки ячмень и пшеница [Nesbitt, 2001, 2002]. По оценке Н.И. Вавилова [1966], из 650 наиболее распространенных возделываемых растений около 500 видов дала Южная Азия. Данные распространения на Ближнем Востоке основных сельскохозяйствен-

Таблица 4.4

Древнейшие археоботанические находки¹ (по: [Nesbitt M., 2002])

Место археологической находки	Страна	Дата (радио-углеродная)	Ячмень		Пшеница					
					двузер-нянка		однозер-нянка		голо-зер-ная	
			д	о	д	о	д	о		
Поздний палеолит										
Ohalo II	Израиль	19 400	+		+					
Wadi al-Hammeh 27	Иордания	12 200–11 900	+							
Iraq ed-Dubb (нижний)	Там же	11 200–10 800	+	+ ²		+				
Hayonim Cave & Terrace	Израиль	12 300–10 000	+							
Abu Hureyra (I)	Сирия	11 500–10 000					+			
Mureybit (I–III)	Там же	10 500–9600	+			+	+			
Докерамический неолит А										
Qermez Dere	Ирак	10 150–9600	+				+			
Netiv Hagdud	Израиль	10 000–9400	+		+					
M’lefaat	Ирак	9900–9600	+				+			
Iraq ed-Dubb (строения)	Иордания	9950	+	+		+	+			
Jerf al Ahmar	Сирия	9800–9700	+				+			
Tell Aswad (I)	Там же	9700–9300		+		+				
Jericho (VIIA–X)	Палестина	9400–9200		+		+				
Ранний докерамический неолит										
Dja’de	Сирия	9600–9000	+				? ²			
Wadi ei-Jilat 7	Иордания	9500–9200	+	+				+		
Nevalı Çon	Турция	9250	+			+		+		
Çayönü (grill-cobble)	Там же	9200–8600	+		+	+	+	+		
Nahal Hemar (3–4)	Израиль	9200–8100		+		+				
Cafer Höyük (XIII–IX)	Турция	9200–?9000	+		+	+	+	+		
Средний докерамический неолит										
‘Ain Ghazal	Иордания	9200–8000		+		+				
Beidha	Там же	9100–8550		+ ³		+		+		
Ganj Dareh ⁴	Иран	9000–8400		+		+				
Abdul Hosein	Там же	9000–8400	+	+ ³		+	+	+		
Abu Hureyra (2A)	Сирия	9000–8300	+	+		+	+	+	+	
Cafer Höyük (III–IV)	Турция	9000–8500		+		+	+	+	+	
Tell Aswad (II)	Сирия	8900–8500		+ ³		+		+	+	
Aşıklı Höyük	Турция	8800–8500		+ ³		+	+	+	+	
Jericho (Tr I: XII–XXIII)	Палестина	8800–8650		+		+		+		
Wadi ei-Jilat 7	Иордания	8800–8500	+	+	? ²	+	+	+		
Ghoraife	Сирия	8800–8300	+	+ ³		+	+	+	+	
Jarmo	Иран	8750		+	+	+	+			
Ali Kosh	Там же	8750		+ ³		+	+	+		
Halula	Сирия	8700–7900	+	+	+	+		? ²	+	

Примечание. ¹ – данные по ржи нами опущены, поскольку между первой и второй находками окультуренной ржи 3000 лет и зерновки дикой ржи сложно отличить от зерновок культурной однозернянки; ² – идентификация проблематична; ³ – появление голозерных форм ячменя; ⁴ – появление керамики; д – дикая, о – окультуренная формы.

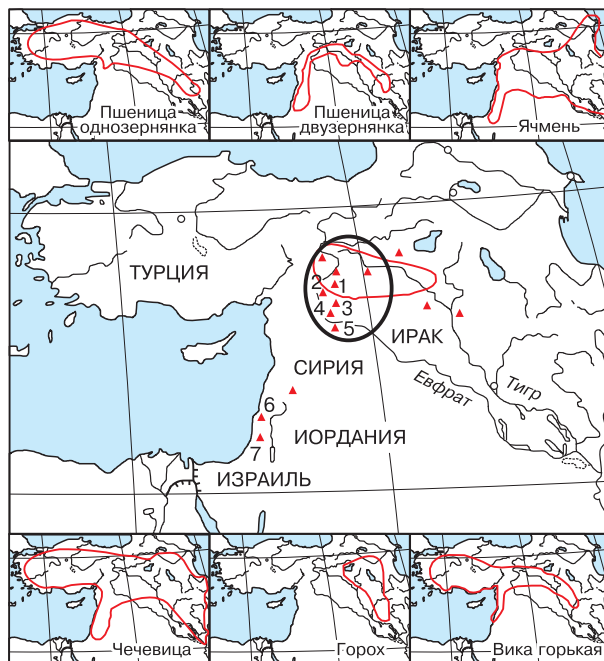


Рис. 4.31. Схема распространения на Ближнем Востоке основных сельскохозяйственных культур (по: [Природа, 2001, № 5 из: Lev-Yadun S. et al., 2000]).

В центре оконтурен район их совместного произрастания; красным цветом обозначен район произрастания “турецкого” горошка (нута) в верховьях Тигра и Евфрата. На врезках – районы происхождения окультуренных растений. Треугольниками обозначены древние стоянки: 1 – Чайёню, 2 – Джада, 3 – Джерф-эль-Ахмара, 4 – Телль-Мурейбет, 5 – Телль Абу-Хурейра, 6 – Йифтахэль, 7 – Иерихон.

ных культур представлены на рис. 4.31. В VIII в. до н. э. неолитические сельскохозяйственные общины Передней Азии создали небольшие города, такие как Иерихон (см. рис. 4.31). Таким образом, ко времени зарождения первых древневосточных цивилизаций их земледельцы опирались уже на многовековой опыт возделывания растений (см. табл. 4.4).

Диплоидные пшеницы (однозернянки). В настоящее время дикая однозернянка *T. boeoticum* растет в центральных и восточных частях Плодородного полумесяца [Zohary D., Hopf M., 2000]. Вид также имеет вторичные ареалы [Schiemann E., 1948]. Зерна дикой однозернянки были найдены в поздних палеолитических и ранних неолитических поселениях центральной части Плодородного полумесяца (см. табл. 4.4). Начиная с археологических слоев поселений, датируемых в промежутке 9,5–9,2 тыс. лет назад, их находят в смеси с зерновками культурной однозернянки *T. monosocum* L. В западной части Плодородного полумесяца остатки domesticированной однозернянки появляются в изобилии в слоях, датируемых около 9 тыс. лет назад. Ряд молекулярно-биологических данных также указывает на западные предгорья Каракадагских гор (Юго-Восточная Турция, рис. 4.32) как на наиболее вероятную область введения в культуру однозернянок [Heun M. et al., 1997; 2008]. Однако М.К. Jones et al. [1998] считают область бассейна р. Иордан лучшим кандидатом на эту роль. Находки в раскопках поселений близ Каракадага, включая Чафер Хюк, Чайёню, Невали Кори и Абу Хурейра, косвенно подтверждают молекулярно-биологические доказательства первоначальной доместикации однозернянок в районе Каракадагских гор. Однако S. Haldorsen et al.

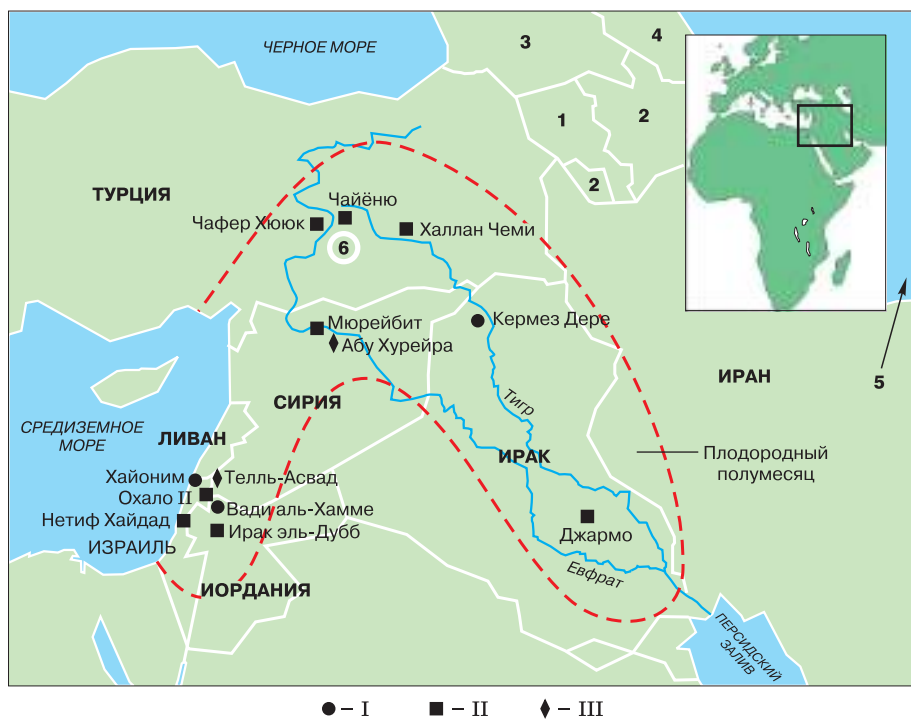


Рис. 4.32. Карта Ближнего Востока (по: [Salamini et al., 2002], с изменениями по: [Nesbitt M., 2002]).

Штриховой линией выделена территория Плодородного полумесяца; I – места обнаружения только диких злаков; II – места обнаружения одновременно диких и доместичированных злаков; III – места обнаружения только возделываемых злаков; 1 – Армения, 2 – Азербайджан, 3 – Грузия, 4 – Россия, 5 – Каспийское море, 6 – горы Каракадаг.

[2011] считают маловероятным введение в культуру диких однозернянок в столь узкой области (ареале). Заметим, что в любом случае происхождение культурной однозернянки рассматривается внутри современного ареала дикой однозернянки *T. boeoticum*, являющейся для нее исходным видом.

Наши исследования показали, что диплоидные пшеницы филогенетически более близки диплоидным эгиплопсам, чем полиплоидным пшеницам [Golovnina K.A. et al., 2007], следовательно, “первобытный” селекционер мог взять их “прямо из природы”.

Двухзернянки и другие тетраплоидные виды пшениц. Важным шагом в эволюции современных полиплоидных пшениц была доместикация дикой двухзернянки *T. dicoccoides*. Дикая двухзернянка – аллотетраплоид ($2n = 4x = 28$, геном ВВАА), как и все другие дикорастущие пшеницы имеет ломкий колос. Она произошла в результате скрещивания *Ae. speltoides* с дикой однозернянкой *T. urartu* с последующей амфиплоидизацией [Mandry G., 1970]. Отобранная (отселектированная) из такого амфиплоида культурная двухзернянка, или полба (*T. dicoccum*), была наиболее важной

сельскохозяйственной культурой Плодородного полумесяца до раннего бронзового века. Она также имела признаки “ломкоколосость” (правда выраженный в более слабой степени) и “пленчатость”. В отличие от нее все другие позже domesticiрованные тетраплоидные пшеницы имеют уже не ломкий колос и голозерность [Фляксбергер К.А., 1935]. *T. dicoccoides* в настоящее время растет в Израиле, Иордании, Сирии, Ливане, на юго-востоке Турции, севере Ирака и западе Ирана [Zohary D., Hopf M., 2000]. Доместiciрованная *T. dicoccum* произошла в Юго-Западной Азии в восьмом тысячелетии до н. э. [Nesbitt M., Samuel D., 1998]. Впоследствии культурная полба распространилась по Европе, достигнув 8,5 тыс. лет назад Балкан (см. с. 369), а затем по двум основным маршрутам и по всей остальной Европе, один из которых шел на запад вдоль побережья на юг Италии, Франции и Испании, а другой пролегал через долины рек Центральной Европы, достигнув северного побережья Балтийского моря 6 тыс. лет назад [Barker G., 1985]. В настоящее время неясно, является ли *T. dicoccum* ключевым звеном в domesticiкации пшениц, или она шла как-то иначе, чем это еще совсем недавно считалось.

Где “родина” пшениц? Местами введения в культуру возделываемых растений исследователи традиционно считают районы произрастания их диких сородичей [Декандоль А., 1885], поэтому поиск предковых форм возделываемых растений исследователи ведут в этих районах.

Вероятно, собирательство, а затем и земледелие в Юго-Западной Азии могли возникнуть только в тех районах, где в достаточном количестве росли в диком состоянии злаки с довольно крупным, пригодным в пищу зерном. Со времен древнегреческих эпосов родиной диких и культурных видов пшениц традиционно считают Переднюю Азию. Причем древние культуры (цивилизации) Востока, ориентированные на возделывание хлебных злаков, заняли доминирующее положение в истории человечества [Мелларт Дж., 1982; История..., 1983]. Н.И. Вавилов [1926] связывал центры происхождения пшениц с наличием–отсутствием их морфологического (позже физиологического и биохимического) внутривидового разнообразия. Однако в некоторых случаях, как с Североафриканским центром происхождения тетраплоидных пшениц [Орлов А.А., 1922/1923], гипотеза оказалась неверна. Возможность введения в культуру пшениц была реализована в крайне ограниченном числе мест, большинство из которых приурочено к территории так называемого Плодородного полумесяца [Harlan J.R., 1992; Nesbitt M., Samuel D., 1996; Nesbitt M., 2002; Salamini F. et al., 2002], расположенного на пространстве от Малой Азии до ирано-иракского пограничья (гор Загроса) и от Палестины до Турецкого Закавказья (см. рис. 4.32). В настоящее время имеются три основные гипотезы введения в культуру возделываемых растений – моноцентрическая, полицентрическая и диффузная. К сожалению, нет достаточного числа данных для того, чтобы отдать предпочтение какой-либо одной из них. Более того, вероятно, что в разных местах введение дикорастущих растений в культуру могло происходить по-разному. Как в деталях проходила domesticiкация пшениц не очень понятно.

Анализ AFLP-данных по 204 локусам показал, что domesticiрованные тетраплоидные ВБАА-геномные пшеницы наиболее близкородственны произрастающим в Каракадаге (Юго-Восточная Турция, см. рис. 4.32) популяциям дикой двузернянки [Özkan H. et al., 2002]. Генетический профиль 15 из 19 каракадагских образцов domesticiрованной двузернянки *T. dicocsum* показал их близкое родство с популяциями *T. dicoccoides* из этого же района. При этом анализ частот AFLP-аллелей позволил сделать заключение, что исследованные турецкие популяции дикой двузернянки имеют большее сходство с domesticiрованными тетраплоидными пшеницами из этого района, чем с изученными популяциями *T. dicoccoides* из других районов [Özkan H. et al., 2002]. Все популяции пленчатых двузернянок попали в одну группу, а все голозерные тетраплоидные пшеницы – в другую, что указывает на общность происхождения каждой из групп и на возможность дицентрического введения в культуру тетраплоидных пшениц³⁴. Местом domestикации тетраплоидных пшениц эволюционной линии Emmer, по мнению N. Mori et al. [2003], возможно, была Юго-Восточная Турция, а именно район Карतालских гор, расположенных в 280 км западнее Каракадагских гор, где в настоящее время в изобилии произрастает дикая двузернянка *T. dicoccoides*. При этом они пришли к выводу, что *T. dicoccoides* была domesticiрована дважды: один раз в районе Карतालских гор и второй раз – в неустановленном месте. H. Özkan et al. [2005] исключили Карतालские горы и считают, что дикая двузернянка была domesticiрована в Каракадаге и Sulaimanyia (около ирано-иракской границы).

Видим, что выводы N. Mori et al. [2003], H. Özkan et al. [2002, 2005], V.-C. Luo et al. [2007] о месте введения в культуру тетраплоидной ($2n = 4x = 28$) пшеницы *T. dicocsum* не совпадают. Хотя авторы двух последних работ и указывают на область Dyiarbakir в Турции как на более вероятное место domestикации (см. рис. 4.31 и 4.32). Рядом с этой областью обнаружены древнейшие поселения докерамической эпохи В – Safer Höyük, Nevalı Çon и Cayönü, жители которых первыми на планете перешли от собирательства к земледелию [Nesbitt M., 2002]. Кроме того, здесь располагался важный обрядовый центр Göbekli [Neef R., 2003]. Однако поселения докерамической эпохи В с находками полбы были выявлены и значительно южнее – в Tell Aswad около Дамаска [van Zeist W., Bakker-Heeres J.A.H., 1975] (см. рис. 4.32) и в Jericho [Hopf M., 1983]. Одновременность дат появления domesticiрованной полбы на юго-востоке Турции и в Ливане означает либо очень быстрое распространение этой культуры с

³⁴ Дицентрическое введение в культуру тетраплоидных видов пшениц является хорошо известным фактом и связано с наличием у пшениц двух эволюционных линий – Emmer и Timopheevii (см. раздел 4.2, а также работы В.Ф. Дорофеева и др. [1979] и M. Nesbitt [2002]). Это хорошо согласуется с данными анализа хлоропластной ДНК двузернянок, подтверждающими гипотезу об участии в domestикации двух диких видов, а именно *T. dicoccoides* (геном ВБАА) и *T. araraticum* (геном GGAA), давших соответственно культурные двузернянки *T. dicocsum* (геном ВБАА) и *T. timopheevii* (геном GGAA). Поэтому авторы, вероятно, имели в виду дицентрическое введение в культуру пшениц эволюционной линии Emmer.

севера на юг вместе с быстрым распространением земледелия по всей территории Плодородного полумесяца, либо ее независимую одновременную domestикацию в нескольких местах этого региона. Оба сценария возможны, и в настоящее время ни одна из этих двух гипотез не имеет преимущества. Хотя оценка величины генетических дистанций между популяциями диких и domestичированных пшениц [Mori N. et al., 2003; Özkan H. et al., 2005; Luo V.-C. et al., 2007; и др.] и обнаружение в раскопках вместе с полбой в археологическом слое поселения Jericho, датированном эпохой докерамического неолита В [Hopf M., 1983], остатков культурной одностернянки, которая с высокой вероятностью была domestичирована в Юго-Восточной Турции [Heun M. et al., 1997], кажется, более согласуется с первой гипотезой.

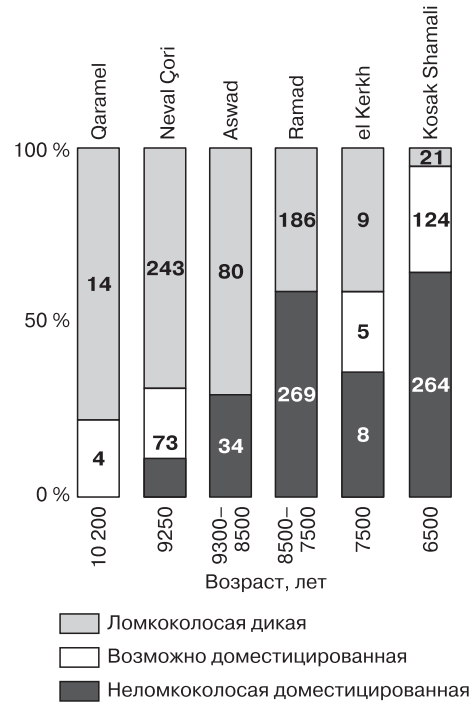
На основании археологических данных и результатов молекулярно-биологических и сравнительно-генетических исследований был сделан вывод о domestикации пшеницы-одностернянки *T. monosocum* в центральных или западных районах Плодородного полумесяца, а пшеницы-двустернянки *T. dicocum* – в западных. Не очень интенсивное земледелие в течение последних столетий в горах, предгорьях и пустынях Передней Азии, где обнаружен центр разнообразия диких пшениц, а возможно, и происхождения их domestичированных видов, способствовало сохранению естественных ареалов дикорастущих пшениц [Willcox G., 2005]. И хотя неизвестно, как последние выглядели 10 тыс. лет назад, изучение их современных форм поможет будущей реконструкции процессов domestикации, так как эволюция видов интересующего нас рода *Triticum* шла внутри первичного пула генов. В то же время в других местах Старого Света не сохранилось значительных зарослей диких ди- и тетраплоидных пшениц.

Темпы domestикации пшениц. Имея три уровня пloidности (ди-, тетра- и гексаплоидный), пшеницы обладают значительным разнообразием и огромным “потенциалом изменчивости”. Из каждого уровня пloidности пшениц человек разумный (*Homo sapiens*) ввел в возделывание по одному или несколько видов, найдя для них подходящие для возделывания экологические ниши или “специализацию”. Из гексаплоидной мягкой пшеницы ($2n = 42$) пекут хлеб, из тетраплоидной твердой ($2n = 28$) делают макароны и манную крупу, тетраплоидную полбу ($2n = 28$) и диплоидную одностернянку ($2n = 14$) используют как крупяные культуры. Наиболее ранняя единичная находка следов сбора древним человеком зерновых злаков датируется в интервале от 23 [Weiss H. et al., 2004] до 19 тыс. лет назад [Nesbitt M., 2002]. Устойчиво же следы зерновых культур в археологических слоях датируются только на 10 тыс. лет позднее (см. сводку M. Nesbitt, D. Samuel [1996]), поэтому первая находка рассматривается как артефакт. Самые ранние domestичированные формы пшеницы-одностернянки с неломкими колосьями были обнаружены в археологических слоях, датированных 9250 лет назад. Оценки возможной продолжительности культивирования диких пшениц до этой даты варьируют от менее чем 200 лет до нескольких сотен лет, т. е. предположительное время, достаточное для селекции на пониженную ломкоколосость [Peng J.H. et al., 2011]. Для того чтобы оценить скорость domestикации диплоидных пше-

Рис. 4.33. Изменение частот фрагментов колосьев диплоидной пшеницы-однозернянки и ячменя в разных археологических слоях (из: [Tanno K., Willcox G., 2006]).

Столбцы 3 (Aswad) и 4 (Ramad) – частоты фрагментов колосьев ячменя даны по: [Zeist W. van, Bakker-Heeres J.A.H., 1982]).

ниц, К. Tanno, G. Willcox [2006] проанализировали 9844 обуглившихся колоска из четырех археологических слоев (раскопов) из Северной Сирии и Юго-Восточной Турции, датированных в интервале от 10 200 до 6500 лет назад. Большинство включенных в анализ фрагментов колосьев пшеницы было повреждено либо огнем, либо в процессе обмолачивания, но 804 хорошо сохранившихся фрагмента были опознаваемы. Колоски domesticированных пшениц-однозернянок не были выявлены в самом древнем из изученных слоев, в более поздних – их число неизменно увеличивается, в двух более ранних их было соответственно 3 и 8 шт. (рис. 4.33). Только в четвертом, наиболее позднем из изученных слоев, число фрагментов колосьев domesticированной однозернянки резко увеличивалось, причем значительно возросло также количество обнаруженных концевых колосков колоса. Последнее наблюдение очень важно для интерпретации полученных авторами данных, так как у диких пшениц концевые колоски опадают первыми в силу того, что колос созревает неравномерно и распадается сверху вниз, поэтому с уменьшением ломкоколосости у пшениц в раскопах должна возрастать частота находок концевых колосков колоса. (У не domesticированных, сильно ломкоколосых растений верхушка колоса осыпается в поле еще до или при сборе спелых колосьев и поэтому практически не обнаруживается на стоянках.) Данные К. Tanno, G. Willcox [2006], касающиеся продолжительности отбора на не ломкоколосость пшеницы-однозернянки, требуют дополнительных доказательств, но вместе с результатами изучения колосьев ячменя (число domesticированных форм которого в проанализированных раскопках возрастает от 30 % в Aswad до 60 % в Ramad), полученными ранее W. van Zeist, J.A.H. Bakker-Heeres [1982], они подтверждают гипотезу постепенной domesticации этих культур. На основании анализа результатов авторами был сделан также вывод о том, что дикие ячмень и пшеница-однозернянка культивировались более тысячелетия, прежде чем появились их первые domesticированные, почти не ломкоколосые разновидности. Кроме того, их исследование продемонстрировало, что отбор на крупнозер-



ность происходил еще медленнее: размеры ископаемых зерен пшеницы и ячменя оставались практически неизменными в изученных слоях в течение трех тысячелетий (с 9,5 до 6,5 тыс. лет назад) [Tanno, Willcox, 2006], т. е. до перехода от богарного земледелия к поливному [История..., 1983] и, вероятно, прекращению селекции на большую скороспелость, необходимую при возделывании этих культур на богаре [Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., 2008]. Крупносемянность считается приспособлением растений к малой влажности почвы во время посева. В этих условиях нужен достаточный запас питательных веществ, чтобы обеспечить развитие крупных всходов и их быстрый рост, и когда запас влаги в почве истощится, всходы успеют достаточно вырасти и окрепнуть. В то же время D.Q. Fuller [2007] считает, что отбор на крупнозерность предшествовал таковому на неломкость колоса. Логика этого автора не очень понятна: для увеличения урожая можно с успехом вести отбор у возделываемых форм на длину колоса либо увеличение продуктивной кустистости.

Г.И. Танфильев [1923] показал зависимость многих вариаций строения культурных растений от тех же факторов, которые влияют и на дикорастущие виды, предопределяя распространение их по поверхности Земли, т. е. от характера почв, влагообеспечения, геоморфологических условий произрастания, природной зональности и климата. Н.И. Вавилов [1926] позже установил, что в Средиземноморской области имеется тенденция к преимущественному образованию крупносемянных, а Афганистан и Туркестан характеризуются наличием мелкосемянных форм возделываемых пшениц. Та же тенденция для пшениц была отмечена В.Е. Писаревым при экспедиционном обследовании Монголии: южные китайские сорта были крупноплодными, в то время как северные скороспелки – мелкоплодными [Веселовский И.А., Кошелев П.П., 1994].

Происхождение полиплоидных видов пшениц. Происхождение полиплоидных видов пшениц – почти детективная история, не все страницы которой прочитаны к настоящему времени. Вопрос происхождения пшениц особенно важен при реконструкции (получении “заново”) их полиплоидных видов. Неоднократно предпринимались попытки получения “улучшенных” полиплоидных видов пшениц с еще более необходимыми для удовлетворения потребностей современного земледельца параметрами, так как при “создании” мягкой пшеницы “природа использовала генетический потенциал родов *Triticum* и *Aegilops*, не заботясь о подборе качественных исходных форм” [Мигушова Э.Ф., 1975, с. 3]³⁵. Вообще-то природа “создала” (сохранила) только четыре вида диких пшениц двух уровней ploidy (ди- и тетраплоидного) – два вида однозернянок с геномами A^uA^u и A^bA^b и два вида полб с геномами BBA^uA^u и GGA^uA^u . Неизвестно, как выглядела первая приглянувшаяся древнему земледельцу пшеница, которую он впервые ввел в культуру (была ли она голозерной), так как уже в са-

³⁵ Удивительно, что все (!) исследователи, получавшие амфиплоиды с целью улучшения существующих сортов пшеницы, даже не давали себе труда предварительно изучить по хозяйственно важным признакам исходные формы, бравшиеся “из общих соображений”.

мых ранних археологических слоях одновременно встречаются domesticированные и дикие пшеницы, и ни разу не были обнаружены пшеницы с промежуточным (“полукультурным”) типом. Более того, среди наиболее древних из обнаруженных к настоящему времени остатков возделываемых пшениц не выявлено никаких признаков, которые можно было бы признать за признаки дикорастущих форм [Фляксбергер К.А., 1929]. Интересно заметить, что однозернянка *T. monosocum* была основной возделываемой культурой в Шумере, тогда как тетраплоидная пшеница *T. dicocum* – в Древнем Египте [Nesbitt M., Samuel D., 1996].

О происхождении возделываемых пшениц в течение последних полутора веков были предложены различные теории. В общих чертах происхождение пшениц напоминает игру “Лего”, когда сбор конструкции идет из уже готовых блоков. В нашем случае – в объединении двух и даже трех геномов дикорастущих видов растений, а именно, диплоидной пшеницы и двух диплоидных видов эгилопсов в один возделываемый вид, т. е. в получение из двух-трех “малопригодных” для пропитания человека диких видов одного суперпродуктивного. Достижения первобытного селекционера, прошедшего титаническую работу по доместикации диких растений, являются уникальными [Gepts P., 2002]. Не только пшеницы, но и почти все возделываемые продовольственные культуры представляют собой результат деятельности человека каменного века, и только несколько тысячелетий спустя при конструировании нужных ему генотипов растений человек перешел к целенаправленному использованию отдельных генов и(или) их комплексов, причем только для “исправления” каких-либо единичных недостатков ранее введенных в культуру видов. Поскольку и доместикация, и селекция были осуществлены древним земледельцем до появления письменности, очень сложно реконструировать основные пути и направления селекции и определиться с признаками, по которым он первоначально вел отбор. Однако мы можем попытаться реконструировать этот процесс исходя из фенотипа начального (дикие виды) и фенотипа конечного (современные сорта).

Робкие попытки комплексного рассмотрения происхождения пшениц разбивались об отсутствие репрезентативной коллекции ее видов и агроботанической необследованности территорий произрастания ее диких предков. Только коллекция пшениц ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (Санкт-Петербург), не только скрупулезно собранная, но и основательно и тщательно изученная в течение последних ста лет [Регель Р.Э., 1915; Фляксбергер К.А., 1938; Дорофеев В.Ф. и др., 1979; Пшеницы..., 1987; и др.], дает в руки исследователей уникальную возможность разобраться в филогении рода *Triticum*. С другой стороны, современные сравнительно-генетические [Гончаров Н.П., 2002] и молекулярно-биологические методы исследований [Kosina R., 1999] позволяют установить реальные филогенетические взаимоотношения внутри рода *Triticum* [Гончаров Н.П. и др., 2007б; Golovnina K.A. et al., 2007, 2010; Kilian B. et al., 2007b; Goncharov N.P. et al., 2008, 2009], а также корректно оценить время возникновения (начала обособления) его видов [Gill B.S. et al., 2004]. Отсут-

ствие общепризнанной схемы происхождения пшениц затрудняет точное филогенетическое установление не только предков отдельных групп (секций) рода *Triticum*, но и всего рода в целом.

Вероятная схема происхождения основного культивируемого в роде *Triticum* аллогексаполиплоида – мягкой пшеницы, возникшего путем естественной гибридизации с последующей амфиплоидизацией трех диплоидных видов, относящихся к родам *Triticum* и *Aegilops*, представлена на рис. 4.6. Полагают, что *T. dicoccoides* является древнейшим естественным, т. е. встречающимся в дикой природе, тетраплоидным видом, в процессе доместикизации из которого человеком были выделены другие тетраплоидные виды пшениц, отличающиеся друг от друга не только морфологически.

Вероятно, дикая однозернянка *T. urartu* послужила донором генома А как для пшениц секций *Dicoccoides* Flaksb. и *Triticum*, так и для секции *Timopheevii* A. Filat. et Dorof. При этом первичный амфиплоид секций *Dicoccoides* и *Triticum* возник значительно раньше, чем первичный амфиплоид секции *Timopheevii*. Древний земледелец и тот и другой амфиплоиды успешно обнаружил в природных условиях и(или) в своих посевах и смог приспособить для наиболее полного и наилучшего удовлетворения своих потребностей. Возделываемые виды секции *Timopheevii* имеют очень ограниченные ареалы (см. рис. 4.19). Ареал возделываемых видов секции *Timopheevii* – *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. (геном GGAA) и *T. zhukovskyi* Men. et Eridz. (геном GGAAA^bA^b) ограничен пределами только Западной Грузии, и эти виды никуда дальше из региона не вышли. В то время как *T. dicoccum* (геном BBAA) возделывалась очень широко [Столетова Е., 1924/1925; Poyarkova Н., 1988; Zaharieva M. et al., 2010], а гексаплоид из секции *Triticum* – мягкая пшеница (геном BBAAADD) – в настоящее время является космополитом.

Дикие пшеницы в Европе не встречаются, и происхождение ее возделываемых видов связывают с азиатским регионом. Исключение составляет происхождение европейского подвида *T. spelta*, вероятно, произошедшего в результате скрещивания пленчатой тетраплоидной пшеницы *T. dicoccum* с гексаплоидным голозерным видом *T. aestivum*.

Генетики ищут маркеры генов, контролирующих признаки, включенные в доместикиацию в геномах одомашненных видов. При этом они опираются на археологические данные. Археологи в свою очередь также ищут дополнительные свидетельства доместикиации, связанные с морфологическими изменениями видов в целом или их отдельных форм, являющихся результатом этого процесса (см. обзор М.А. Zeder et al. [2006]).

Распространение возделываемых видов пшениц. Археологические [Zohary D., Hopf M., 1988, 2000; Nesbitt M., 2002] (рис. 4.34), а в последнее время молекулярно-биологические данные [Luo V.-C. et al., 2007; Kilian B. et al., 2007; Özkan H. et al., 2005; и др.] (рис. 4.35) позволяют сделать некоторые заключения о распространении возделываемых видов пшениц. Считается, что оно могло идти двумя путями – посредством распространения вида без переселения людей и в результате их переселения [Ammerman A.J., Cavalli-Sforza L.L., 1984].

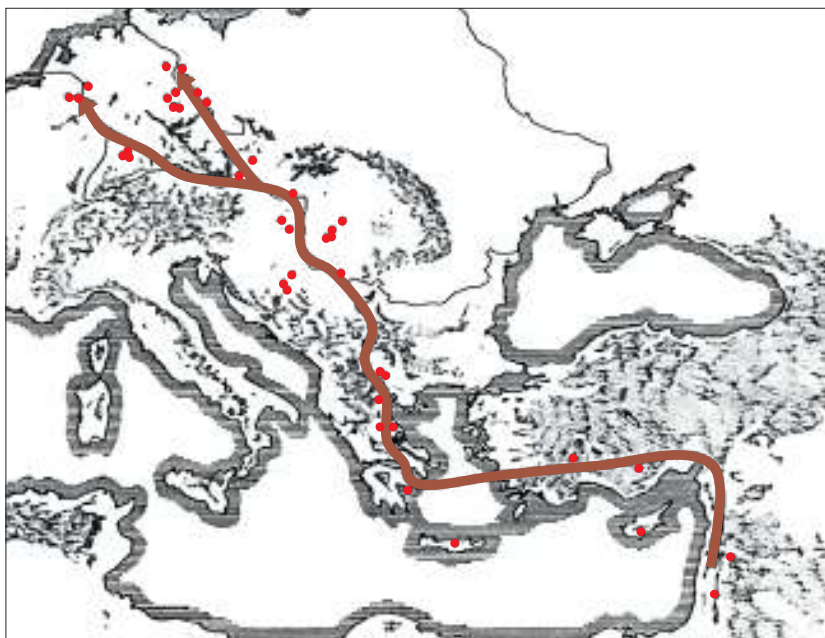
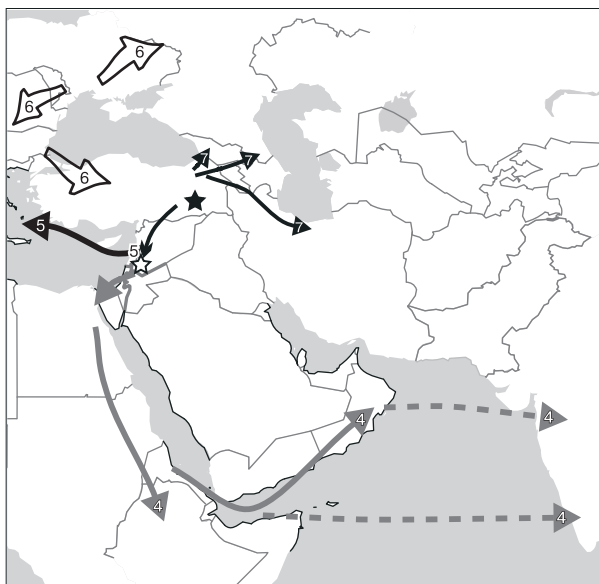


Рис. 4.34. Вероятный “путь” распространения культурной тетраплоидной пшеницы *T. dicossum* из Ливана в Европу [Zohary D., Hopf M., 1988].

Красные кружки – наиболее ранние для данной территории места обнаружения остатков этой культуры.

Рис. 4.35. Происхождение и распространение культурной полбы *T. dicossum* (из: V.-C. Luo et al. [2007]).

Предполагаемые пути распространения *T. dicossum* показаны стрелками. Два равновероятных направления попадания полбы в Индию даны штриховыми стрелками. Нумерация субпопуляций, согласно V.-C. Luo et al. [2007], дана в тексте. Залитая звезда – первичное место происхождения (введения в культуру); незалитая звезда – вторичное, или независимое от первого, место происхождения из *T. dicoccoides*.



V.-C. Luo et al. [2007] по результатам молекулярно-биологического анализа разделили образцы *T. dicoccum* на две популяции – северную (с субпопуляциями 6 и 7) и южную (с субпопуляциями 4 и 5) (см. рис. 4.35). В субпопуляцию 6 вошли образцы из Греции, Балкан (Сербии, Боснии и Хорватии) и Ярославля (другие районы России не были представлены среди изученных образцов), в субпопуляцию 7 – образцы из Северо-Восточной Турции, Ирана и бывшего Советского Закавказья. В субпопуляцию 5 вошли образцы из Ливана и других стран Средиземноморья и по два образца из Юго-Восточной Турции и Армении; в субпопуляцию 4 – образцы из Эфиопии, Омана, Южной Индии и Ливана и ряд образцов из других регионов. Образцы субпопуляции 4 были близки таковым субпопуляции 5 и субпопуляции 1 дикой полбы *T. dicoccoides* и, вероятно, произошли на юго-востоке Средиземноморья. Субпопуляция 2 – *T. dicoccoides*. Полученная карта распространения *T. dicoccum* незначительно отличается от схемы, предложенной ранее D. Zohary, M. Hopf [2000], только детализирует ее.

4.3. СРАВНЕНИЕ ОСНОВНЫХ КЛАССИФИКАЦИЙ РОДА *Triticum* L.

В таксономии культурных растений очень мало бесспорных классификаций. Не является исключением и род *Triticum*. В настоящее время одними исследователями используется классификация J. MacKey [1966, Мак Кей Дж., 1989] в редакции M.W. van Slageren [1994], другими – классификация В.Ф. Дорофеева и др. [1979] или построенная на основе сравнительно-генетических исследований ревизия последней [Гончаров Н.П., 2002; Goncharov N.P., 2011]. Очень редко используется классификация W.M. Bowden [1959] в редакции R. Morris, E.R. Sears [1967]. Поскольку в основу данных классификаций положены взаимоисключающие принципы, рассмотрим их подробно.

Первая система рода *Triticum* дана С. Linnaeus [1753] (см. Прил. 1). В основу своей классификации пшениц он положил хорошо различимые признаки: яровость (*T. aestivum* L.), озимость (*T. hybernum* L.), спельтоидность (*T. spelta* L.) и ряд других. Морфологические признаки легли и в основу системы рода, созданной F. Körnicke [1885] (см. Прил. 2). Нами не рассматриваются многочисленные системы рода *Triticum* из “Флор...” XVIII–XIX вв., так как их целью было описание наличия видов пшениц на той или иной территории, и ничего принципиально нового в классификацию рода они не привнесли. Большинство из них приведены в обзоре J. Percival [1921].

С середины 60-х годов XX в. наметилось противопоставление классификаций, построенных на сравнительно-морфологических основах, и стремлением их построения на цитогенетических [Bowden W.M., 1959; Morris R., Sears E.R., 1967] и генетических [MacKey J., 1966, 1968, 1975] основах, а в последнее время и с привлечением данных молекулярно-генетических исследований [Goncharov N.P. et al., 2009].

А) Классификация W.M. Bowden [1959] и ее редакция R. Morris, E.R. Sears [1967]. Как мы уже отмечали выше, W.M. Bowden [1959] объединил роды *Triticum* и *Aegilops* в один род *Triticum*. При их объединении

система рода *Triticum* имеет 40 видов [Bowden W.M., 1959] (еще один вид *T. searsii* Feld. & Kis. был описан позднее [Feldman M., Kislev M., 1977]). Редакция его системы рода, выполненная R. Morris, E.R. Sears [1967], отличается от классификации W.M. Bowden [1959], во-первых, выделением из *T. turgidum* *T. timopheevii* в качестве самостоятельного вида, с разделением его на две “сортовые группы” (термин Р. Моррис, Э. Сирс) – *T. timopheevii* var. *tumanianii* (Jakubz.) Bowden и *T. timopheevii* var. *timopheevii*, во-вторых, переводом сортовых групп *turanicum*, *aethiopicum* в *durum* и *paleocolchicum* в *dicoscon*, в-третьих, переводом *macha* в сортовую группу *spelta*. Кроме того, в редакции имеются два отличия, касающиеся эгилопсов.

Классификация W.M. Bowden [1959] и ее редакция, выполненная R. Morris, E.R. Sears [1967], не прижились, поэтому подробно их рассматривать не будем. Позволим себе только два замечания относительно последней. Первое касается наличия в редакции системы, данной R. Morris, E.R. Sears [1967], деления видов на группы неопределенного объема, второе – использования ими нелегитимного видового эпитета “*dicoscon*”. Вероятно, в последнем случае это просто недоразумение. В ботанической литературе принято греческие окончания (χοχχον – зерно) слов латинизировать (от существительного “*dicoscon*” образуются прилагательные *dicossus*, -a, -um). Следовательно, нет никаких оснований исправлять написание *T. dicossum* на *T. dicoscon*, т. е. использовать два существительных в качестве родового и видового названий. Кроме того, Schrank использовал *T. dicoscon* только как временное название (детали см. в обзоре L. Morrison [1998]). Следовательно, его биноминал *T. dicoscon* не является обнародованием видового названия³⁶. Третье – отказ от использования категории разновидности (*variety*), обусловивший значительное число проблем при определении аутентичности образцов в генбанках. Главнейшей из них является невозможность отслеживания “чистоты” больших по объему коллекций и последующей проверки получаемого из таких генбанков материала. Как следствие, *T. carthlicum* и *T. persicum* Vav. (последнее является нелегитимным названием первого вида) некоторыми молекулярными биологами уже рассматриваются в качестве разных (!) видов [Pujar et al., 1999].

Б) Классификация Дж. Мак Кея [MacKey J., 1966, 1968, 1975, 2005] и ее редакция M.W. van Slageren [1994]. Кардинальная ревизия классификации рода *Triticum* выполнена в 1960–1970-е годы J. MacKey [1966, 1968, 1975]. На втором международном симпозиуме по генетике пшениц он предложил признать только пять видов пшениц: *T. monosocum*, *T. timopheevii*, *T. turgidum*, *T. zhukovskii* и *T. aestivum* [MacKey J., 1966]. На следующем, третьем, симпозиуме он представил кардинальную ревизию своей системы рода *Triticum* [MacKey J., 1968], в которой предлагал уже восемь видов пшениц, в том числе ржано-пшеничные амфилоиды ×*Triticale* двух уровней ploidy, и выделил однозернянки в отдельный род *Crithodium* Link – *Cr. aegilopoides* Link. После бурного обсуждения его доклада на XII Ботаническом конгрессе в г. Ленинграде Дж. Мак Кей со-

³⁶ Иная точка зрения представлена в обзоре K. Hammer et al. [2011].

гласился вернуть однозернянки в род пшениц и выделить из них *T. urartu* в качестве самостоятельного вида [MacKey J., 1975]. В редакции 1977 г. он убрал *Triticale* и *Agropyron* из системы рода [MacKey J., 1977]. Основной недостаток его системы рода *Triticum* – ее непродуманность (четыре(!) существенные и ряд “мелких” редакций за 20 лет) и, как следствие, незавершенность системы в целом (см. Прил. 9). В 2005 г. он дал новую, пятую, кардинальную редакцию (табл. 4.5), включив в систему рода снова *Triticale*, правда на этот раз трех уровней плоидности (тетра-, гекса- и октоплоидные).

Выполненная М.В. van Slageren [1994] редакция системы Дж. Мак Кея [1989] состоит в следующем. Во-первых, он заменил *T. monococcum* subsp. *boeoticum* на *T. monococcum* subsp. *aegilopoides* (Link) Thell. Во-вторых, перевел ряд convar. в подвиды, а именно, convar. *durum* – в *T. turgidum* subsp. *durum*, convar. *turanicum* в *T. turgidum* subsp. *turanicum*, convar. *polonicum* в *T. turgidum* subsp. *polonicum*. В-третьих, поменял одно нелегитимное название *T. turgidum* subsp. *georgicum* ((Dekapr. et Menabde) Flaksb.) MacKey на другое нелегитимное *T. turgidum* subsp. *paleocolchicum* (Menabde) A. Löve & D. Löve. Заметим, что нет никакого смысла в таком изменении рангов, а именно, в переводе видов в подвиды без выделения в них более низких таксономических единиц. Его, как и Дж. Мак Кея [1989], “пугало” выделение В.Ф. Дорофеевым с сотр. [1979] в системе рода *Triticum* 1031 разновидности (такая детализация очень огромный и кропотливый труд, требующий к тому же наличия репрезентативных внутривидовых коллекций рода и значительной по объему работы с гербарным материалом)³⁷. М.В. van Slageren [1994], модифицируя классификацию Дж. Мак Кея, почему-то заменил *T. dicoccum* на нелегитимное название *T. dicoccon*. Большинство исследователей не приняло во внимание и другое “нововведение” М.В. van Slageren [1994], а именно написание вида *T. boeoticum* не в общепринятой орфографии, а в, как он считал, таковой Е. Boissier [1884], т. е. “*T. baeoticum*”. Это является некорректным и не соответствующим правилам ботанической номенклатуры, так как Е. Boissier [1884] использовал и *T. boeoticum*, и *T. baeoticum*. Кроме того, область Греции, откуда был взят лекотип, называется Беотия (Boeotia), поэтому первый эпитет является более корректным.

Дж. Мак Кей [1989] считал, что узким местом всех предложенных до него систем рода *Triticum* является отсутствие информации о характере генетического контроля идентичных по своему фенотипическому проявлению морфологических признаков, служащих для определения меж- и внутривидовых родственных связей. Основное преимущество его системы – это попытка создать генетическую систему рода. И для этого у него, казалось, были все основания. Во-первых, ревизия систем родов *Aegilops* и *Triticum* W.M. Bowden [1959], объединившего эти два рода в один, указала путь уменьшения числа видов в системе рода *Triticum*. Во-вторых,

³⁷ Первоначально проведение ревизии рода *Triticum* в ICARD’е планировалось совместно с П.А. Гандилянном, но потом от этого проекта почему-то отказались, и ее, как смог, выполнил постдок М.В. van Slageren [1994].

Таблица 4.5

Система рода *Triticum* (по: [MacKey J., 2005])

Section <i>Monococcon</i> Dumort. $2n = 14$	
<i>T. monococcum</i> L. $2n = 14$ (AA)	ssp. <i>aegilopoides</i> (Link) Thell. var. <i>thaoudar</i> (Reut.) Perc. ssp. <i>monococcum</i> var. <i>sinskajae</i> (Filat. et Kurk.) MacKey, comb. nov.
<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil. $2n = 14$ (AA)	—
Section <i>Dicoccoidea</i> Flaksb. $2n = 28$	
<i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk. $2n = 28$ (GGAA)	ssp. <i>armeniicum</i> (Jakubz.) MK ^b ssp. <i>timopheevii</i> var. <i>militinae</i> (Zhuk. et Migusch.) Zhuk. et Migusch. ^b
<i>T. turgidum</i> (L.) Thell. $2n = 28$ (BBAA)	ssp. <i>dicoccoides</i> (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Thell. subsp. <i>dicoccon</i> (Schränk) Thell. subsp. <i>georgicum</i> (Dek. et Men.) MK ^b ssp. <i>turgidum</i> ssp. <i>durum</i> (Desf.) Husn. ^b ssp. <i>turancium</i> (Jakubz.) Löve et Löve ssp. <i>polonicum</i> (L.) Thell. ^b ssp. <i>carthlicum</i> (Nevski) Löve et Löve
Section <i>Triticum</i> L. (<i>Speltoidea</i> Flaksb.) $2n = 42$	
<i>T. zhukovskyi</i> Men. et Erizan. $2n = 42$ (GGAAAA)	
<i>T. kiharae</i> Dorof. et Migush. $2n = 42$ (GGAADD)	
<i>T. aestivum</i> (L.) Thell. ^b $2n=42$ (BBAADD)	ssp. <i>spelta</i> (L.) Thell. ssp. <i>macha</i> (Dekapr. & Menabde) MK ssp. <i>compactum</i> (Host) MK ssp. <i>sphaerococcum</i> (Perc.) MK ssp. <i>aestivum</i> ('vulgare') (Vill.) MK
Section <i>Triticosecale</i> (Wittm. ex Camus) MacKey, section nov. $2n = 28/42/56$	
<i>T. semisecale</i> MacKey, spec. nov.	
<i>T. neoblaringhemii</i> (Wittm. ex Camus) MacKey, comb. nov.	
<i>T. rimpaii</i> (Wittm.) MacKey, comb. nov.	

^a — названия видов даны согласно J. MacKey [2005]. Например, согласно ICBN 'MacKey' и 'МК' должно писаться 'Mackey'. ^b — Названия видов, данные J. MacKey, и приведенные в IPNI с различным цитированием авторов, описавших виды.

изящная работа M.S. Swaminathan, M.V.P. Rao [1961], показавших, что у гексаплоидных видов пшениц отличия по таксономически значимым признакам контролируются четырьмя парами неаллельных генов (см. табл. 1.5).

Однако слабая на тот момент генетическая изученность пшениц обусловила основные недостатки его “генетической” системы рода *Triticum*. Сведение Дж. Мак Кеем [1989] межвидовых отличий к нескольким парам генов, казалось бы, позволяло автору не рассматривать их в качестве разных видов, а только в виде более низких таксонов. В настоящее время очевидно, что эти гены относятся к так называемым системным [Faris J.D. et al., 2003] и контролируют не только таксономически значимые признаки, но обладают и значительным плейотропным эффектом. Идея была плодотворной, и использование этих генов в сравнительно-генетическом анализе позволило нам решить вопрос о таксономическом ранге *T. petropavlovskiyi* Udacz. et Migusch. [Watanabe N. et al., 2004; Goncharov N.P., 2005], *T. tibetanum* Shao и *T. yunnanense* King [Гончаров Н.П., 2002].

К преимуществам классификации Дж. Мак Кея [MacKey J., 2005] можно отнести ее наглядность и простоту, так как она включает в себя только семь видов. Однако и в этом случае система рода *Triticum* не упрощается, а еще более запутывается, так как в ней дикорастущие виды *T. dicoccoides* и *T. araraticum* рассматриваются в качестве подвидов исторически более молодых по происхождению культурных видов *T. turgidum* и *T. timopheevii* (аргумент, что 250 лет назад С. Linnaeus [1753] для тетраплоидных пшениц выделил только этот вид не является достаточным). В классификации Дж. Мак Кея нет места многочисленным подвидам, описанным исходя из вполне веских, даже с точки зрения классической систематики дикорастущей флоры, аргументов (см., например, классификации К.А. Фляксбергера [1935] или В.Ф. Дорофеева и др. [1979]).

Созданная Дж. Мак Кеем [1989] система рода *Triticum* оказалась не очень удачной и в стратегическом плане. В ней за названием вида *T. turgidum* “скрываются” один дикий и почти десяток культурных видов тетраплоидных пшениц, что обуславливает основной ее недостаток, а именно неоднозначность критериев для разграничения видов и подвидов (такие же таксономические единицы, как “разновидности”, у большинства из которых вообще отсутствуют). В результате использования классификации Дж. Мак Кея при поддержании коллекций пшениц в ряде зарубежных генбанков возникли проблемы с аутентичностью сохраняемых образцов [Cao W. et al., 1997], и со временем ситуация только ухудшается. Причем проблемы возникают даже не из-за применения сложных и дорогостоящих молекулярно-биологических методов для идентификации видов, а из-за использования неаутентичных образцов в качестве типов при проведении таких работ (см. fig. 2a в работе W. Cao et al. [1997]). В использующих ее генбанках персонал не в состоянии следить за “чистотой” видов не в силу низкой профессиональной подготовки, а из-за отсутствия приемлемых критериев для проведения внутривидовой идентификации образцов, так как только тщательно разработанные классификации позволяют с легко-

стью эффективно идентифицировать хранящийся и репродуцируемый в генбанках материал. Как справедливо замечал А.Л. Тахтаджян [1966], “чем информативнее данная система классификации, тем полезнее она в научном и практическом отношениях” (с. 38). Следовательно, не тщательно разработанные классификации – вредны.

Основные очевидные в настоящее время недостатки системы рода *Triticum* J. MacKey [2005]:

1) “неудобство” ее использования в генбанках, имеющих большие по количеству образцов коллекции видов;

2) в ней эволюционно более молодые виды “поглощают” в себя более старые, что затрудняет проведение полномасштабных филогенетических исследований в роде. Наиболее контрастный пример – виды *T. araraticum* и *T. timopheevii*, имеющие геном GGAA. Хотя оба вида являются “хорошими” даже с точки зрения классической ботаники, так как в массе практически не скрещиваются между собой и не дают плодовитое потомство;

3) она построена без определения меж- и внутривидовых филогенетических связей, поэтому при ее использовании не удастся построить адекватную систему рода.

4) включение в систему рода трех видов *Triticale*.

Кроме того, виды пшениц на всех уровнях пloidности отличаются не только значительным числом генов, но и кариотипами [Левитский Г.А. и др., 1939; Бадаева Б.Д., 2000; Badaeva E.D. et al., 1994, 2007; Kawahara T., Tanaka M., 1977].

В) Классификация В.Ф. Дорофеева с сотр. [1979]. Хорошо известно, что систематика вырастает из изучения флор [Семенов-Тянь-Шанский А.С., 1910], поэтому, как справедливо отмечал Э. Майр [1947], “создается впечатление, что все заключения и общие закономерности, выведенные при изучении систематического материала, в значительной мере зависят от характера этого материала...” (с. 28). Огромное разнообразие пшениц и их сородичей на территории бывшего СССР и сопредельных стран и значительная мировая коллекция пшениц, собранная во ВНИИ растениеводства (г. Санкт-Петербург, Россия) Н.И. Вавиловым и его последователями, создавали и создают в России благоприятные условия для проведения работ по классификации разнообразия рода и успешных его ревизий. Система В.Ф. Дорофеева с сотр. [1979] (табл. 4.6) является развитием классификации К.А. Фляксбергера [1935] (см. Прил. 5), восходящей к системе F. Körnikе [1885] (см. Прил. 2). К.А. Фляксбергером [1935] впервые в систематику пшениц было введено предложенное А. Schulz [1913] их деление на ряды, в виде трех групп – *congregatio diploidea* Flaksb. (*Einkornreihe* A. Schulz), *congregatio tetraploidea* Flaksb. (*Emmerreihe* A. Schulz), *congregatio hexaploidea* Flaksb. (*Dinkelreihe* A. Schulz). Позже деление рода *Triticum* на три ряда (секции, или группы) согласно уровню их пloidности было принято за основу многими тритикологами [Невский С.А., 1934; Schiemann E., 1948; Jakubziner M.M., 1958; и др.] (см. приложения) и в несколько измененном виде используется до настоящего времени [Goncharov N.P., 2005, 2011]. После проведения кардинальной ревизии системы рода *Triticum* К.А. Фляксбергера система рода, выполненная В.Ф. До-

Таблица 4.6

Система рода *Triticum* (по: [Дорофеев В.Ф. и др., 1979])

Subgenus (Подрод)	Sectio (Секция)	Группа видов	Species (Вид)	2n	Геномы
<i>Triticum</i>	<i>Urartu</i> Dorof. et A. Filat.	Однозер- нянка	<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil.	14	A ^u
	<i>Dicoccoides</i> Flaksb.	Полбы	<i>T. dicoccoides</i> (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf.	28	A ^u B
			<i>T. dicoccum</i> (Schränk) Schuebl.	28	A ^u B
			<i>T. karamyshevii</i> Nevski	28	A ^u B
			<i>T. ispahanicum</i> Heslot	28	A ^u B
		Голозер- ные тетра- плоиды	<i>T. turgidum</i> L.	28	A ^u B
			<i>T. jakubzineri</i> Udacz. et Schachm.	28	A ^u B
			<i>T. durum</i> Desf.	28	A ^u B
			<i>T. turanicum</i> Jakubz.	28	A ^u B
			<i>T. polonicum</i> L.	28	A ^u B
			<i>T. aethiopicum</i> Jakubz.	28	A ^u B
			<i>T. carthlicum</i> Nevski	28	A ^u B
	<i>Triticum</i>	Спельты	<i>T. macha</i> Dekapr. et Menabde	42	A ^u BD
			<i>T. spelta</i> L.	42	A ^u BD
			<i>T. vavilovii</i> (Thum.) Jakubz.	42	A ^u BD
		Голозер- ные гекса- плоиды	<i>T. compactum</i> Host	42	A ^u BD
			<i>T. aestivum</i> L.	42	A ^u BD
			<i>T. sphaerococcum</i> Perciv.	42	A ^u BD
			<i>T. petropavlovskyi</i> Udacz. et Migusch.	42	A ^u BD
<i>Boeoticum</i> Migusch. et Dorof.	<i>Monococcon</i> Dum.	Однозер- нянки	<i>T. boeoticum</i> Boiss.	14	A ^b
			<i>T. monococcum</i> L.	14	A ^b
		Голозерный диплоид	<i>T. sinskajae</i> A. Filat. et Kurk.	14	A ^b
	<i>Timopheevii</i> A. Filat. et Dorof.	Полбы	<i>T. araraticum</i> Jakubz.	28	A ^b G
			<i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.	28	A ^b G
			<i>T. zhukovskyi</i> Menabde et Erizjan	42	A ^b A ^b G
		Голозерный тетраплоид	<i>T. militinae</i> Zhuk. et Migusch.	28	A ^b G
	<i>Kiharae</i> Dorof. et Migusch.		<i>T. kiharae</i> Dorof. et Migusch.	42	A ^b GD

рофеевым с сотр. [1979], включала в себя 27 видов. Два вида *T. tibetanum* и *T. yunnanense*, обнаруженные в Китае, в нее не вошли. В.Ф. Дорофеев с сотр. [1979] разделили род на два подрода ssp. *Triticum* и ssp. *Boeoticum* в соответствии с наличием у видов эволюционных линий Emmer и Timopheevii, как тогда считалось, различных геномов А, а именно А^u и А^b, где индекс “u” означает urartu, а индекс “b” – boeoticum. Такое деление на подроды, с нашей точки зрения, не было оправданно [Goncharov N.P., 2005].

Выделение более значительного по сравнению с системой К.А. Фляксбергера [1935] числа тетраплоидных видов обусловлено и тем, что при гиб-

ридизации с мягкой пшеницей каждый из таких видов дает специфический, только ему характерный спектр расщепления в потомстве [Дорофеев В.Ф. и др., 1979]. Более того, при репродуктивной “изоляции” у возделываемых видов-самоопылителей в расщепляющихся потомствах гибридные формы промежуточного типа обычно элиминируются, что позволяет успешно выделять (идентифицировать) эти виды пшениц при спонтанной гибридизации [Берлянд-Кожевников В.М., Дорофеев В.Ф., 1976].

Наличие мутантов в системе рода *Triticum* В.Ф. Дорофеева и др. [1979], а именно *T. militinae* – мутант *T. timopheevii*, *T. jakubzineri* – мутант образца к-11597 *T. turgidum*, *T. sinskajae* – мутант образца к-20970 *T. monosocum*³⁸ с неопределенным статусом вызывает необходимость специального подробного рассмотрения их места в системе рода. Из них, вероятно, только *T. sinskajae* соответствует статусу вида [Гончаров Н.П. и др., 20076].

4.4. РЕВИЗИЯ СИСТЕМЫ РОДА *Triticum* L. НА ОСНОВЕ СРАВНИТЕЛЬНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНО-БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

“В природе нет тех групп, на которые мы делим животных и растения: нет ни видов, ни родов, ни порядков, ни классов. Есть лишь особи и индивидуумы. Каким бы признаком для классификации, для построения системы мы ни пользовались, она всегда будет искусственной” [Хрестоматия..., 1935, с. 76]. В разд. 4.2.1 обобщена информация, касающаяся происхождения пшениц и становления их геномов. Как видим, многие вопросы филогении пшениц требуют уточнения и дальнейшего детального изучения с привлечением более широкого материала. Не определены границы рода *Triticum*. Число видов в роде разными исследователями определяется различно, и часто критерии, используемые для этой цели, являются спорными. В то же время эти и многие другие вопросы филогении и классификации пшениц и их сородичей могут быть успешно решены в настоящее время в рамках их сравнительно-генетического [Гончаров Н.П., 2002] и молекулярно-биологического изучения [Golovnina K.A. et al., 2007; Goncharov N.P. et al., 2009]. Для определения возможностей расширения биоразнообразия возделываемых видов пшениц также требуется проведение сравнительно-генетического изучения морфологических, физиологических и биохимических признаков у пшениц и их сородичей (результатом которого будет определение аллельности генов и гомологии групп сцепления у различных видов пшениц и их сородичей) и определение стратегии проведения интрогрессивной гибридизации.

Хотя в последнее время наметилось противопоставление классической таксономии, исторически построенной на сравнительно-морфологических основах, стремлению построить ее на генетических основах, а в последнее время и с использованием молекулярно-биологических методов.

³⁸ Как показали наши исследования, *T. sinskajae* была случайной примесью в данном образце [Гончаров Н.П. и др., 20076].

Ревизия числа видов в системе рода *Triticum*. Цель ревизии – выяснить, все ли описанные к настоящему времени виды соответствуют присвоенному им таксономическому статусу “вид”, и не остались ли без должного внимания какие-то еще таксоны более низкого уровня. В разд. 1.2 мы рассмотрели *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* как гибрид *T. aestivum* с *T. polonicum*. Наследование длины колосковой и цветковой чешуи было изучено Т.Т. Ефремовой и др. [2000] и N. Watanabe et al. [2004], показавшими, что доминантный ген *P*, контролирующей выраженность длины колосковой и цветковой чешуи у этого подвида мягкой пшеницы, аллелен таковому *T. polonicum*.

Пшеница в Китае появилась в шанг-период [Якубцинер М.М., 1956], т. е. после появления в Малой Азии даже твердой пшеницы. Следовательно, необоснованно ожидать, что на его территории могли возникнуть в результате независимой амфиплоидизации виды гексаплоидных пшениц. Более того, *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* приурочен к китайскому Припамирию – месту прохождения Великого шелкового пути. По результатам изучения запасных белков все образцы этого вида очень похожи на потомков одной гибридной комбинации [Watanabe N. et al., 2004] (подробнее см. с. 400–402). Ранее

Е.В. Зуев [1992] перевел в подвид *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* Zuev гибриды, полученные в СИММУТ (Мексика) от скрещивания *T. aestivum* с *T. polonicum* и отнесенные Р.Л. Богуславским [1982] к виду *T. petropavlovskyi* ssp. *mexicana* Bogusl.

***T. jakubzineri*.** Вид описан по единственному образцу, представленному в коллекции ВИР [Пшеницы..., 1987]. Он является собой, вероятно, мутант, ничем другим, кроме наличия четырех колосковых чешуй (вместо двух в норме), не отличающийся от исходного полуозимого образца к-11597 *T. turgidum*, привезенного Н.И. Вавиловым в 1924 г. из Афганистана. Как видим из результатов, представленных на рис. 4.36, образец *T. jakubzineri*

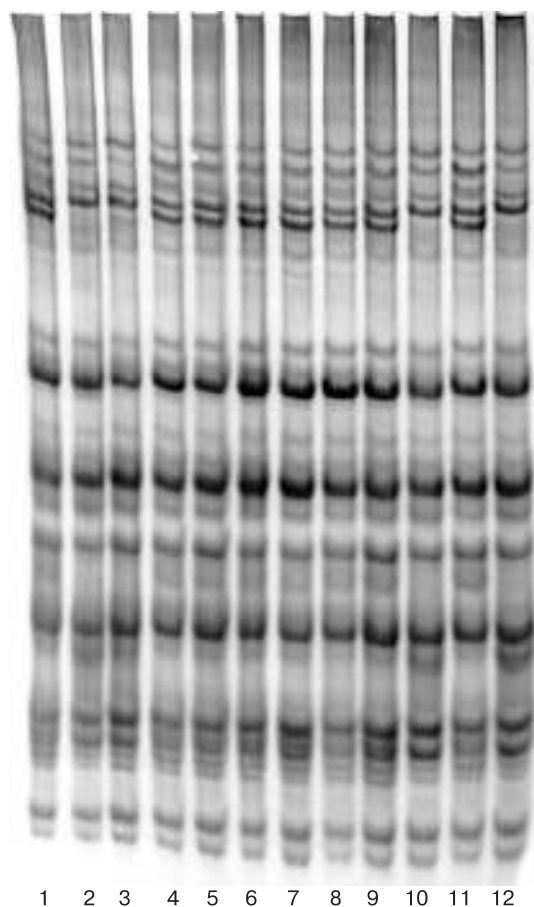


Рис. 4.36. Спектр запасных белков (глюдинов) образца к-11597 *T. turgidum* (дорожки 1–5 и 8–12) и *T. jakubzineri* (дорожки 6–7).

(дорожки 6 и 7) не отличается по спектрам глиадинов от образца к-11597 (дорожки 1, 4–5, 8–9, 11), в котором был найден. Таким образом, он является мутантом с моногенным контролем признака “две колосковые экстрачешуи”, а следовательно, по “Международному кодексу ботанической номенклатуры...” [2001] соответствует категории “сорт” или “разновидность”, и ему место в генколлекциях, а не в системе рода *Triticum* в качестве вида.

***T. militinae*.** Те же самые, приведенные выше, замечания относятся и к голозерному мутанту *T. timopheevii* – *T. militinae*. В этом вопросе мы согласны с точкой зрения Е.Б. Бадаевой [2000] о придании *T. militinae* статуса не более чем подвид. П.А. Гандилян полагал, что этот вид отличается от *T. timopheevii* геном *T*, обуславливающим его голозерность и легкий обмолот колоса. Однако Н.А. Наврузбеков [1979] пишет о возможности гибридогенного происхождения *T. militinae* в результате спонтанного скрещивания *T. timopheevii* с *T. carthlicum*. При этом, согласно нашим результатам, у *T. militinae* цитоплазма *T. timopheevii* (рис. 4.37) [Golovnina K. et al., 2007]. Хотя наличие голозерного мутанта *T. timopheevii* и придает некоторую завершенность секции *Timopheevii*, однако он выпадает из системы рода, так как в этой секции нет (не описано) голозерного гексаплоидного вида. Вероятно, в этой секции признак “голозерность” следует рассматривать как обычный, а не как таксономически значимый признак и определить *T. militinae* место в генколлекциях, и в дальнейшем, после скрупулезного изучения, определить его таксономический статус. Более того, в секции *Timopheevii* неломкоколосый мутант не являет собой и прогрессивный процесс, так как с увеличением пloidности в ряду *T. monosocum* → *T. timopheevii* → *T. zhukovskiyi* не возрастает адаптивность. Более того, площади возделывания резко уменьшаются с увеличением уровня пloidности (см. рис. 4.19).

Считается, что синтез новых видов с нехарактерным для естественных пшениц сочетанием элементарных геномов может облегчить перенос генетического материала от диплоидных видов к гексаплоидным. В вопросе о ревизии объема рода *Triticum* проблема признания и классификации экспериментально полученных гибридогенных амфиплоидных видов, т. е. так называемых вторичных видов, занимает значительное место. Если ряд видов пшениц различается только на основании одного контрастного признака [Дорофеев В.Ф. и др., 1979], то различия, обусловленные присутствием целого генома требуют пристального внимания и подробного скрупулезного рассмотрения [Гончаров Н.П., 2002]. “Если не знаешь названий, то погибнет и познание вещей”, считал К. Линней [1989, с. 143]. Полагая, что каждый “рукотворный” вид должен иметь не только собственное имя, но и свое место в системе рода. В разд. 3.3.1 мы рассмотрели использование коллекции амфиплоидов в филогенетических исследованиях. Согласно полученным нами результатам, они могут занимать важное место в таких исследованиях и обязательно должны быть сохранены в генбанках. Также полагаем, что следует узаконить все экспериментально получаемые с начала 1930-х годов по настоящее время амфиплоиды, объединив основную их часть в новую секцию гибридогенного происхождения *Compositum* N.P. Gontsch. [Goncharov N.P., 2005; Goncharov N.P. et al., 2009].

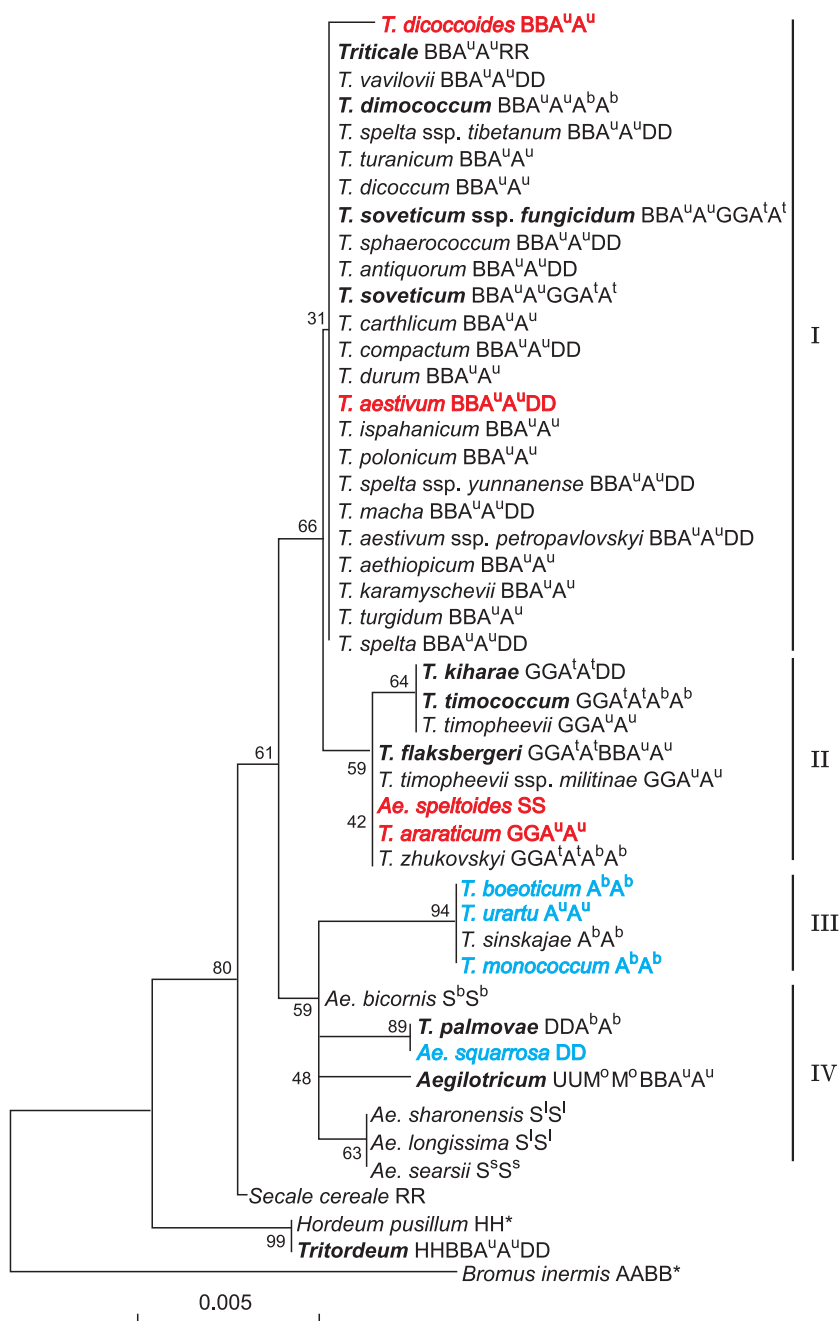


Рис. 4.37. Филогенетическое древо видов родов *Triticum* и *Aegilops*, построенное методом соединения ближайших соседей на основе сравнения нуклеотидных последовательностей хлоропластного гена *matK* (из: [Golovkina K.A. et al., 2007]).

Справа от названий видов приведены формулы их геномов, согласно Н.П. Гончарову [2002], в правой части приведены номера кластеров (I–IV). Звездочками указаны виды, информация о последовательности гена *matK* которых была получена из GenBank. В узлах дерева указаны бутстреп-коэффициенты. Жирным шрифтом выделены рукотворные амфилоиды.

Таблица 4.7

Место в системе рода *Triticum* экспериментально полученных видов пшениц
(по: [Goncharov N.P., 2005])

Sectio (Секция)	Группа видов	Species (Вид)	2n	Геном (гаплоидный)
<i>Triticum</i>	Голозерный	<i>T. dimococcum</i> Schieman et Staudt	42	BA ^u A ^b
<i>Compositum</i> N.P. Gontsch.	Спельта	<i>T. palmovae</i> G. Ivanov	28	DA ^b
		<i>T. kiharae</i> Dorof. et Migusch.	42	GA ^u D
		<i>T. edvardii</i> Zhebrak	42	GA ^u A ^u
		<i>T. soveticum</i> Zhebrak	56	BA ^u GA ^t
		<i>T. borisii</i> Zhebrak	70	BA ^u DGA ^u
	Голозерный	<i>T. flaksbergery</i> Navr.	56	BA ^u GA ^b

Triticum sect. *Compositum* N.P. Gontsch. sect. nov. 2009, in Goncharov, Golovnina, Kondratenko, Breed. Sci.; 5: 493. – Glumae rigida, rachis infragilis, semen corticatum. Rigid glumes, non-fragile spike, non-naked grains. – Typus: *T. ×soveticum* Zhebrak.

T. soveticum был создан А.Р. Жебраком [1939] ранее, чем *T. fungicidum* П.М. Жуковским. Согласно нашим результатам (см. рис. 4.37), последний также был получен от скрещивания ВБАА-геномного вида на GGAA-геномный, как и *T. soveticum*, а не наоборот (вероятный геном ВБАAGGA). Поэтому мы его перевели в подвид *T. soveticum*:

Triticum soveticum ssp. *fungicidum* comb. et stat. nov. (Zhuk.) N.P. Gontsch. 2009, in Goncharov, Golovnina, Kondratenko, Breed. Sci.; 5: 493. – *Triticum fungicidum* Zhuk., 1944, Trudi Mosk. Sel'sk.-khov. Acad. im Timiryazeva. 6: 10. (WIR!)

Делая такой шаг, считаем, что нет никаких объективных оснований включать в систему рода *Triticum* только один гибридогенный “рукотворный” вид *T. kiharae* [Дорофеев В.Ф. и др., 1979]³⁹ и не рассматривать в ней все другие искусственно полученные исследователями на настоящий момент виды. Более того, Э.Ф. Мигушова [1976] и В.Ф. Дорофеев [1989] также пытались найти ряду из них место в системе рода и рассматривали их с позиций параллелизма естественным видам и закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Система искусственно созданных видов дана нами в виде, соответствующем ранее предложенному В.Ф. Дорофеевым с соавт. [1979] для системы “естественных” видов [Гончаров Н.П., 2002] (табл. 4.7). Заметим, что если даже предложенная нами система рода *Triticum* будет претерпевать какие-либо изменения, число искусственно созданных амфилоидных видов не изменится, так как все возможные комбинации в роде с геномами A^b, A^u, B, G и D исследователями перебраны, а вероятность найти новый вид пшеницы в природе практически нулевая. Нами изменен порядок поименования геномов в записи геномных формул видов, так как для включения искусственных амфи-

³⁹ Нам понятна точка зрения В.Ф. Дорофеева с сотр. [1979], так как гексаплоид в подроде *Voetium* завершал их классификацию и давал дополнительные доказательства целесообразности деления рода *Triticum* на подроды.

плоидов в систему рода *Triticum* необходима унификация их записи. Заметим, что использование традиционной системы записи геномных формул и для “естественных” видов не является удобным, особенно при обсуждении вопросов филогении при ее экспериментальном изучении. В этом вопросе мы солидарны с G. Waines, D. Barnhart [1990], также полагающими необходимость изменения записи геномной формулы пшениц. “Реальная система” записи геномных формул как естественных, так и искусственных амфиплоидов, в первую очередь дает информацию о доноре цитоплазмы полиплоидных видов пшениц, поэтому она, с нашей точки зрения, является и наиболее информативной, и наиболее целесообразной⁴⁰.

В основу выделения тех или иных видов нами положена субординация признаков, основанная на изучении сравнительной ценности различных признаков (см. подробнее гл. 1), при которой один или немногие признаки принимают доминирующее значение при выделении видов (классификационные, или видообразующие признаки).

Нами не включены в систему рода виды, судьба которых неизвестна, т. е. те, которые из-за очень низкой фертильности не сохранились в генбанках в живом виде. Хотя с формальной точки зрения это не совсем правильно. Например, в начале 1850-х гг. E. Fabre получены фертильные формы *Ae. speltaeformis* Jord. Однако из-за низкой фертильности этот гибрид не сохранился, поэтому его получение представляет собой только исторический интерес и выходит за рамки рассматриваемого нами вопроса. Существует вероятность того, что в силу своего неопределенного статуса некоторые амфиплоиды в генбанки и не передавались (например, амфиплоид *T. durum* × *Ae. longissima*, полученный О.Н. Сорокиной [1937б] в ВИРе). Е.Г. Жиров, Т.К. Терновская [1984] создали гексаплоидные формы, у которых геном D был замещен на геномы различных видов *Aegilops* секции *Sitopsis*. Их будущее неясно, так как они также не переданы в генбанки и не описаны должным образом⁴¹. В то же время в западных генбанках под названиям “амфиплоид” хранится значительное число сложных гибридов гексаплоидных форм, полученных после беккроссирования, для восстановления фертильности тех или иных разнохромосомных межвидовых гибридов мягкой пшеницей, и крайне редко действительно искусственно созданные амфиплоиды. Поэтому мы считаем, что включение рукотворных амфиплоидов в систему рода *Triticum* позволит упорядочить вопросы их хранения [Гончаров Н.П., 2002] и включения в основные каталоги генбанков.

Наличие трех цитоплазм в роде *Triticum* [Tsunewaki K., 1988] обуславливает целесообразность его деления на секции с учетом различий по ним [Goncharov N.P., 2005; Golovnina K.A. et al., 2007]. Заметим, что полиплоидные виды пшениц, в том числе и искусственно полученные амфиплоиды, при молекулярно-биологических исследованиях хлоропластного генома группируются в два кластера, в первый из которых входят виды

⁴⁰ Вероятно, она удачна, так как уже использовалась K. Hammer et al. [2011] при опубликовании конспекта рода *Triticum* L.

⁴¹ Кроме того, у некоторых из них выявлена очень низкая фертильность.

эволюционной линии Emmer – *T. dicoccoides* и другие ВВАА- и ВВААDD-геномные виды рода, во второй – виды эволюционной линии Timopheevii – *T. araraticum*, *T. timopheevii*, другие G-геномные пшеницы и донор этого генома *Ae. speltoides* (см. рис. 4.37). Полученные результаты подтверждают гипотезу о дифилетическом происхождении полиплоидных видов пшениц, высказанную ранее на основании гибридологического, цитогенетического и молекулярно-биологического анализов (Lilienfeld F., Kihara H., 1934; Mori N., Tsunewaki K., 1995; Feldman M., 2001). В кластер III вошли АА-геномные диплоидные виды пшениц – *T. boeoticum*, *T. monococcum*, *T. urartu*. Эгилопсы секций *Sitopsis* и *Vertebrata* и рукотворные *Aegilotriticum* и *T. palmovae* образовали кластер IV. Каждый из кластеров I–III включил в себя как естественные, так и искусственные виды пшениц.

Заметим, что использование молекулярно-биологических методов позволяет установить реальные филогенетические взаимоотношения видов пшениц, т. е. значительно уменьшить субъективную составляющую оценки процесса эволюции (см. рис. 4.37). Было изучено родство пшениц и эгилопсов независимо от их уровня пloidности и установлено родство видов по материнской линии. Полученные результаты подтвердили тесное родство между диплоидными пшеницами рода *Triticum*, указали на их отличие от диплоидных видов рода *Aegilops*, а также позволили подтвердить гипотезу о том, что донором хлоропластного генома для всех изученных полиплоидных видов пшениц, принадлежащих к разным секциям рода, является *Ae. speltoides* [Golovnina K.A. et al., 2007], в то время как все остальные виды секции *Sitopsis* рода *Aegilops* однозначно не участвовали в происхождении полиплоидных видов пшениц. Имеющая, вероятно, две “модификации” цитоплазма *Ae. speltoides* отличается от таковой как диплоидных пшениц, так и всех других видов эгилопсов секции *Sitopsis*. Кроме того, было показано, что ядерный геном этого вида наиболее близок не только к геному G, но и к В тетра- и гексаплоидных пшениц [Golovnina K.A. et al., 2007].

***T. sinskajae*.** От культурной однозернянки *T. monococcum* ($2n = 2x = 14$) пшеница Синской отличается прежде всего голозерностью и формой колоса (см. рис. 1.18), удлинённо-овальными однозерными колосками, менее ломкой осью колоса, более светло окрашенным колосом, наличием остевидных придатков на колосковой чешуе и скошенным плечом. Кроме этого у пшеницы Синской чешуи длиннее и шире, чем у *T. monococcum*. Оба вида легко скрещиваются между собой в эксперименте, давая плодovитое потомство [Куркиев У.К., Филатенко А.А., 2000], что позволяет исследователям изучать генетический контроль признаков у *T. sinskajae* [Гончаров Н.П. и др., 2007б]. *T. sinskajae* представляет особый интерес для филогенетических исследований в роде *Triticum*, так как является единственным описанным к настоящему времени голозерным видом среди диплоидных пшениц. Показано, что *T. sinskajae* несет значительные отличия от вида *T. monococcum* (см. разд. 1.2), в том числе и от к-20970 [Гончаров Н.П. и др., 2007б; Головнина К.А. и др., 2009], в сборах которого из Турции, сделанных П.М. Жуковским в 1926 г., ее позже обнаружили. В коллекциях генбанков вид *T. sinskajae* представлен единственным об-

разцом к-48993. Полученная А.А. Альдеровым и У.К. Куркиевым [1989] короткостебельная линия dwarf вида *T. sinskajae* ни в один генбанк не была передана и в настоящее время, вероятно, утеряна. Показано, что электрофоретический спектр запасных белков (глиадинов) *T. sinskajae* отличается только двумя компонентами от характерного спектра образца к-20970 *T. monosocum*, в популяции которого пшеница Синской была обнаружена (рис. 4.38). Электрофоретические спектры глиадина *T. sinskajae* (дорожка 9) и 16 индивидуальных зерновок образца к-20970 *T. monosocum* (дорожки 1–8, 10–17), из которого первый вид был выделен, представлены на рис. 4.38. Образец к-20970 *T. monosocum* полиморфен по компонентам в ω -, γ -, β -зонах, в α -зоне полиморфизм не наблюдался. *T. sinskajae*

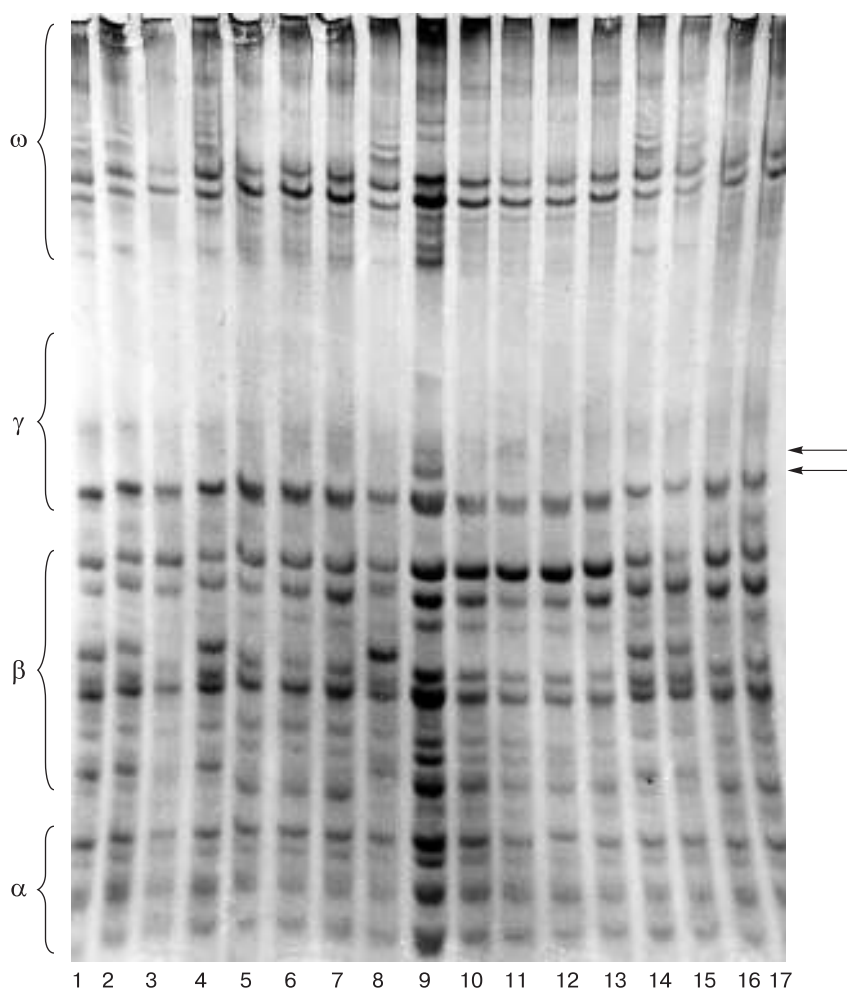


Рис. 4.38. Электрофоретические спектры глиадина *T. sinskajae* (дорожка 9) и индивидуальных зерновок образца к-20970 *T. monosocum* (дорожки 1–8, 10–17) (из: [Гончаров Н.П. и др., 2007]).

имеет блоки компонентов, характерные для *T. monosocum*, в то же время у нее выявлены незначительные различия. Стрелками указаны компоненты *T. sinskajae*, не представленные у образца к-20970 *T. monosocum*. На основании полученных данных можно сделать вывод, что мутация не затронула основные глиадинкодирующие локусы, расположенные в коротких плечах 1-й и 6-й хромосом.

У *T. sinskajae*, образца к-20970 *T. monosocum*, а также ряда других образцов *T. monosocum*, *T. boeoticum* и *T. urartu* изучены типы спектров по ряду изоферментных локусов [Гончаров Н.П. и др., 2007б]. Четкие отличия между *T. sinskajae* и образцом к-20970 *T. monosocum*, из которого она была выделена, обнаружены только по медленной зоне 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (рис. 4.39, А). Заметим, что у *T. monosocum* по данному изоферменту выявлен внутривидовой полиморфизм: спектр *T. sinskajae* совпадает с таковым образца PI 306547 *T. monosocum*, а не со спектром к-20970. Из этого следует, что данный полиморфизм не является четким диагностическим признаком, отличающим вид *T. monosocum* от *T. sinskajae*. По быстрой зоне 6-фосфоглюконатдегидрогеназы полиморфизм не обнаружен. Хотя можно отметить, что быстрая зона *T. monosocum* не соответствует быстрой зоне многокомпонентного спектра гексаплоидного вида *T. aestivum* L.: она – несколько медленнее (см. рис. 4.39, А).

T. sinskajae и образец к-20970 *T. monosocum* не различаются между собой по спектрам глюкозофосфатизомеразы (см. рис. 4.39, Б), но отличаются от образца PI 306547 *T. monosocum*.

По изоцитратдегидрогеназе межвидовых и внутривидовых различий не обнаружено [Гончаров Н.П. и др., 2007б]. По шикиматдегидрогеназе *T. monosocum* и *T. sinskajae* также не различаются между собой, но отличаются от образцов к-25811 *T. boeoticum* и IG 45296 *T. urartu* соответственно [Гончаров Н.П. и др., 2007б].

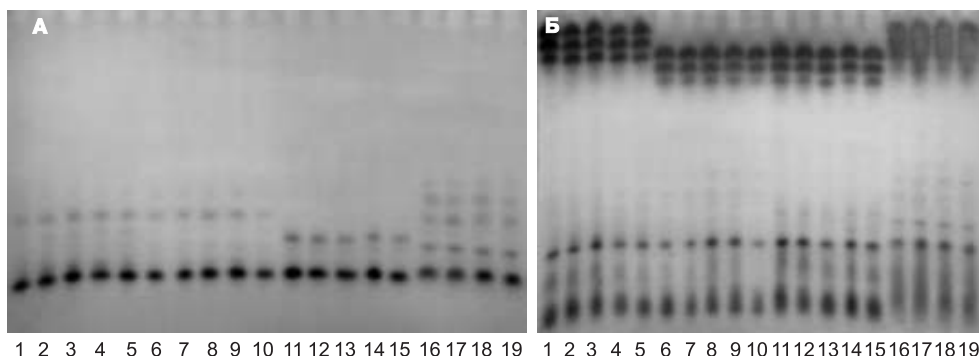


Рис. 4.39. Зимограмма 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (А) и глюкозофосфатизомеразы (Б) в листьях ди- и гексаплоидной пшениц. Параллельные срезы одной электрофореграммы (из: [Гончаров Н.П. и др., 2007б]).

Дорожки 1–5 – PI 306547 *T. monosocum*; 6–10 – *T. sinskajae*; 11–15 – к-20970 *T. monosocum*; 16–19 – сорт Новосибирская 20 (*T. aestivum*).

По алифатической алкогольдегидрогеназе почти все исследованные образцы диплоидных пшениц имели одинаковый однополосный тип спектра, соответствующий “медленной” зоне изофермента из многокомпонентного спектра мягкой пшеницы. Среди образцов диплоидных видов обнаружен только один отличающийся вариант у мутанта КТ 3-5 *T. monosocum* из Японии (см. Н.П. Гончаров и др. [20076], рис. 5, дорожка 8).

При окраске на активность ароматической алкогольдегидрогеназы (дегидрогеназа коричневого спирта) обнаружено отсутствие “быстрой” зоны у образца Р1 306547 *T. monosocum* (см. Н.П. Гончаров и др. [20076], рис. 6), у остальных образцов выявляется только одна зона активности, примерно соответствующая “среднему” по подвижности компоненту мягкой пшеницы.

Не было обнаружено различий по глутаматдегидрогеназе и супероксиддисмутазе у всех образцов изученных диплоидных видов, по малатдегидрогеназе у *T. monosocum* выявляется внутривидовой полиморфизм (зимограммы в данной работе не приведены).

При изучении биохимического полиморфизма обнаружены различия между к-20970 *T. monosocum* и *T. sinskajae* только по медленной зоне 6-фосфоглюконатдегидрогеназы, по остальным восьми изученным ферментным системам отличий не выявлено [Гончаров Н.П. и др., 20076]. Заметим, что полиморфизм турецких образцов по ним незначителен.

У всех изученных растений F_1 гибридов *T. monosocum* на *T. sinskajae* доминировали остистость и форма колоса типа “monosocum”. Кроме того, все растения F_1 гибридов были яровыми. Результаты изучения F_2 гибридов от скрещивания *T. sinskajae* с разными образцами *T. monosocum* представлены в табл. 1.14 и 1.18. Анализ расщепления в F_2 гибридов показал, что различия по форме колоса контролируются моногенно (см. табл. 1.18). Причем по форме и плотности колоса *T. sinskajae* ($D = 55,88$) напоминает тетрапроизводную форму мягкой пшеницы tetraThatcher ($D = 48,28$) [Гончаров Н.П. и др., 1997]. К сожалению, аллельность генов, контролирующих плотность колоса, у последнего образца и *T. sinskajae* в силу отличия этих видов по геномам А нельзя проверить гибридологически. Можно только наблюдать фенотипическое проявление признака “плотность колоса” у амфилоидов, полученных с участием *T. sinskajae* [Goncharov N.P. et al., 2002].

Характерная для *T. sinskajae* форма колоса, голозерность, мягкая чешуя, наличие остевидных придатков на колосковой чешуе и скошенное плечо колосковой чешуи наследуются слитно [Гончаров Н.П. и др., 20076]. Комплекс признаков, определяющий видовую принадлежность *T. sinskajae*, обуславливается либо одним (возможно, регуляторным) геном, либо рядом очень тесно сцепленных генов. В то же время безостость и расщепленная внутренняя (цветковая) чешуя наследуются от них независимо (табл. 4.8). Гены *awnS* и *fig*, контролирующие соответственно признаки “безостость” и “расщепленная внутренняя (цветковая) чешуя”, расположены на расстоянии $1,35 \pm 0,98$ % и $3,34 \pm 1,54$ % кроссинговера от гена(-ов), контролирующего(их) комплекс признаков, характерный для вида *T. sinskajae*. Гены, контролирующие признаки “безостость” и “нерасщепленная внутренняя чешуя”, расположены на расстоянии $4,74 \pm 1,84$ % кроссинговера.

Таблица 4.8

Расщепление по четырем локусам в F₂ гибридов комбинации скрещивания
T. sinskajae × PI 13962 *T. monosocum* (теплица, осень 1999 г.)

Ген А	Ген В	Число потомков с фенотипами				χ^2 для независи- мого насле- дования	Частота рекомбинации и ошибка
		A/B	A/b	a/B	a/b		
<i>Mon</i>	<i>Sog</i>	67	—	—	28	95,00***	0,00 ± 0,00
<i>Mon</i>	<i>B</i>	67	—	—	28	95,00***	0,00 ± 0,00
<i>Mon</i>	<i>Aog</i>	67	—	—	28	95,00***	0,00 ± 0,00
<i>Mon</i>	<i>Hg</i>	44	23	23	6	1,55	58,18 ± 8,37
<i>Mon</i>	<i>Bg</i>	44	23	23	6	1,55	58,18 ± 8,37
<i>Hg</i>	<i>Bg</i>	66	0	0	29	95,00***	0,00 ± 0,00

*** – $P < 0,001$. А, В – число растений с доминантными генами А и В соответственно. *Mon* – тип колоса “монососсум”; *Sog* – “жесткая” чешуя, *Aog* – отсутствие остевидного придатка на колосковой чешуе; *B* – скошенное плечо колосковой чешуи; *Hg* – опушение колоса; *Bg* – черная окраска колоса.

Между генами, контролирующими опушение колосковой чешуи и наличие черной окраски колоса, расстояние $0,61 \pm 0,65$ % рекомбинации (табл. 4.9).

В. Taenzler et al. [2002] локализовали в коротком плече хромосомы 2А *T. sinskajae* ген, контролирующий голозерность и отсутствие пленчатости, и присвоили ему символ *sog* (от англ. soft glume – мягкая чешуя). Возможно, что ген *sog* может быть гомоаллельным генам *tg2* и *tg*, также контролирующим голозерность и локализованным в хромосомах 2-й гомеоло-

Таблица 4.9

Расщепление по пяти локусам в F₂ гибридов комбинации скрещивания
T. sinskajae × PI 13962 *T. monosocum* (теплица, осень 2001 г.)

Ген А	Ген В	Число потомков с фенотипами				χ^2 для незави- симо-го насле- дования	Частота рекомбинации и ошибка
		A/B	A/b	a/B	a/b		
<i>Mon</i>	<i>Hg</i>	64	36	25	17	0,25	45,97 ± 6,01
<i>Mon</i>	<i>Bg</i>	65	35	25	17	0,38	45,45 ± 5,97
<i>Mon</i>	<i>Fig</i>	95	4	1	41	118,84***	3,34 ± 1,54
<i>Mon</i>	<i>AwnS</i>	99	0	2	40	113,63***	1,35 ± 0,98
<i>Hg</i>	<i>Bg</i>	89	0	1	52	137,77***	0,61 ± 0,65
<i>Hg</i>	<i>Fig</i>	63	25	33	20	1,32	42,67 ± 5,75
<i>Hg</i>	<i>AwnS</i>	64	24	37	16	0,14	46,95 ± 6,10
<i>Bg</i>	<i>Fig</i>	64	25	32	20	1,63	41,74 ± 5,71
<i>Bg</i>	<i>AwnS</i>	65	24	36	16	0,23	46,42 ± 6,06
<i>Fig</i>	<i>AwnS</i>	95	1	6	39	110,54***	4,74 ± 1,84

*** – $P < 0,001$. А, В – число растений с доминантными генами А и В соответственно. *Mon* – тип колоса “монососсум”; *Hg* – опушение колоса; *Bg* – черная окраска колоса; *Fig* – расщепляющаяся внутренняя (цветковая) чешуя; *AwnS* – остистость.

гической группы [Taenzler B. et al., 2002; Jantasuriyarat C. et al., 2004; Sood S. et al., 2009], однако ни один из исследователей не проверил эту гипотезу экспериментально.

В ходе молекулярно-биологического исследования были установлены нуклеотидные последовательности части ядерного гена *Acc-1* у *T. sinskajae* и образцов к-20970, к-20400, КТ 3-5 и к-18105 *T. monosocum* и G1777 *T. boeoticum*. У мягкой пшеницы ген *Acc-1* был локализован рядом с теломерами на коротких плечах хромосом 2-й гомеологической группы и состоит из 13 экзонов [Gornicki P. et al., 1997]. При его анализе установлено наличие специфической делеции длиной 46 п.н. в 11 интроне у двух образцов к-18105 и к-20970 *T. monosocum*, тогда как все остальные изученные представители этого вида и образец *T. sinskajae* такой делеции не имели (рис. 4.40). Полученные данные позволяют сделать заключение только о том, что у *T. monosocum* существует вариабельность по данному гену, и что *T. sinskajae*, не отличаясь от ряда образцов *T. monosocum*, отличается от образца к-20970, в котором она была обнаружена. Выявленная мутация по гену *Acc-1* у *T. sinskajae* не связана с появлением у этого вида признака “голозерность” и не является для него видоспецифичной.

Таким образом, вероятно, основные видоспецифические отличия между *T. sinskajae* и *T. monosocum* обусловлены генами, расположенными в длинном плече хромосом 5 и 2. Все остальные выявленные отличия не видоспецифические. Характер такого изменения пока остается неизвестным. Интересно отметить наличие остевидных придатков на колосковой чешуе у *T. sinskajae*. Признак ранее был описан у тетраплоидного вида *T. carthlicum* Nevski и гексаплоидного *T. aestivum* ssp. *petropavlovskiyi*

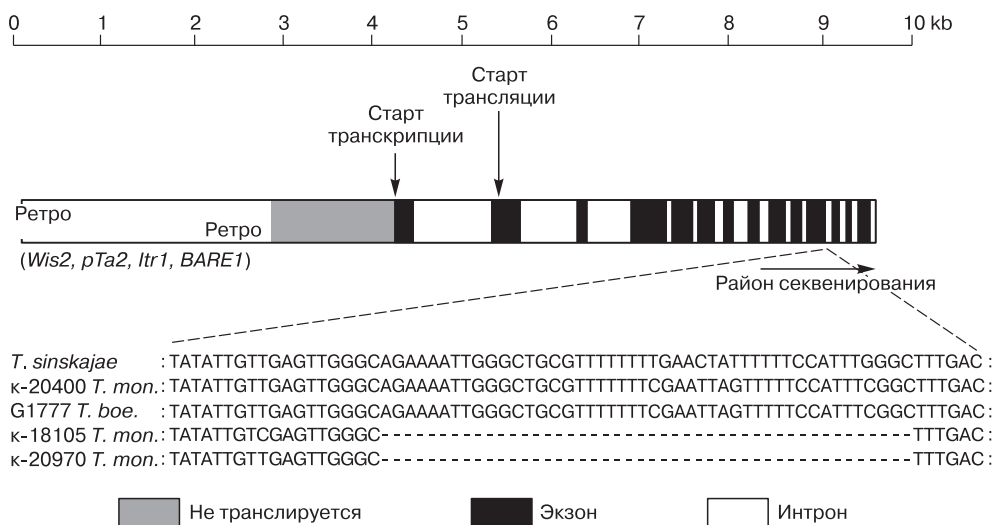


Рис. 4.40. Структура ядерного гена *Acc-1* у диплоидных пшениц (из: [Гончаров Н.П., 2007]).

Показано выравнивание установленных нуклеотидных последовательностей в месте обнаруженной 46 п.н. делеции. *T. mon.* – *T. monosocum*, *T. boe.* – *T. boeoticum*.

[Удачин Р.А., Мигушова Э.Ф., 1970]. Однако о его сцеплении с голозерностью у этих видов не сообщалось.

***T. jakubzineri* и *T. militinae*.** Ряд видов, таких как *T. jakubzineri*, *T. sinskajae* и *T. zhukovskyi*, был обнаружен как случайные колосья в других коллекционных образцах [Пшеницы..., 1987] и поддерживается исключительно в генбанках. Два из них – *T. jakubzineri* и *T. militinae*, описанные по единственным образцам [Жуковский П.М., Мигушова Э.Ф., 1969; Удачин Р.А., Шахмедов И.Ш., 1982], вероятно, мутанты, ничем другим, кроме наличия соответственно двух колосковых экстрачешуй и голозерности, не отличающиеся от исходных образцов. Мутанты с моногенным контролем признака по кодексу ботанической номенклатуры соответствуют категории сорт, и им место в генколлекциях. Такая позиция согласуется с точкой зрения на мутанты культурных растений Г. Штуббе [1966]. В.М. Берлянд-Кожевников, В.Ф. Дорофеев [1976], применяя предложенную К.М. Завадским процедуру “определения самых общих признаков биологического вида” к видам рода *Triticum*, констатировали, что *T. militinae* не обладает всеми общевиновыми признаками. Однако так как целью систематики культурных растений является также описание всех существующих крупных и мелких форм [Синская Е.Н., 1968], вопрос “как далеко заходит это деление на мелкие формы?” должен определяться прежде всего удобством использования такого деления в экспериментальной работе. В этом случае для *T. jakubzineri* и *T. militinae* место в генетических коллекциях. Формирование таковых на тетраплоидном уровне пшениц будет способствовать их сохранению в генбанках. Однако для того чтобы они не потерялись, им следует придать статус подвидов, в качестве которых первый из них и был первоначально описан Р.А. Удачным и И.Ш. Шахмедовым [1972]. Второй описан В. Valdes, Н. Scholz [2006].

***T. zhukovskyi*.** Вид *T. zhukovskyi*, как показал Э.В. Таврин [1964], является собой амфиплоид *T. timopheevii* и *T. monosocum* и вполне соответствует статусу вида [Гончаров Н.П., 2002; Goncharov N.P. et al., 2007]. В то же время искусственно полученный вид *T. timosocum* является его аналогом. При описании его как вида Д. Костов [1936] не только не имел информации о геномах естественного гексаплоидного вида *T. zhukovskyi*, но и вообще о существовании данного вида, описанного только в 1960 г. [Менабде В.Л., Ерицян А.А., 1960]. То же относится и к синтезированному А.Р. Жебраком [1939а] искусственному амфиплоиду, названному им *T. edvardii*.

***T. dicoccoides*.** Некоторые исследователи разделяют этот вид на две группы – *convar. judaicum* Vav. (ширококолосые формы) и *convar. dicoccoides* (узкоколосые формы) [Якубцинер М.М., 1932] либо три, добавляя еще одну группу *convar. hybridum* (гибридные формы) [Пшеница, 1979]. Изучение и малых, и средних выборок образцов вида показали, что они успешно дифференцируются по признакам “ширина флагового и предпоследнего листа”, толщина колоса и длина килевого зубца, которые, по мнению А.А. Филатенко с соавт. [1991], являются радикалами для данных групп. Отмечено совместное произрастание этих групп на Голанских высотах и в нижней долине р. Иордан [Poyrkova H., 1988; Özkan H. et al., 2011].

Таблица 4.10

Система рода *Triticum*
(по: [Гончаров Н.П., 2002], с изменениями)

Sectio (Секция)	Группа видов	Species (Вид)*	2n	Геном (гапло- идный)
1	2	3	4	5
<i>Монококкон</i> Dum.	Одно- зернянки	<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil.	14	A ^u
		<i>T. boeoticum</i> Boiss.	14	A ^b
		<i>T. monococcum</i> L.	14	A ^b
		<i>T. sinskajae</i> A. Filat. et Kurk.	14	A ^b
<i>Dicoccoides</i> Flaksb.	Полбы	<i>T. dicoccoides</i> (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf.	28	BA ^u
		<i>T. dicocum</i> (Schränk) Schuebl.	28	BA ^u
		<i>T. karamyshevii</i> Nevski	28	BA ^u
		<i>T. ispahanicum</i> Heslot	28	BA ^u
	Голозерные тетраплоиды	<i>T. turgidum</i> L.	28	BA ^u
		<i>T. durum</i> Desf.	28	BA ^u
		<i>T. turanicum</i> Jakubz.	28	BA ^u
		<i>T. polonicum</i> L.	28	BA ^u
		<i>T. aethiopicum</i> Jakubz.	28	BA ^u
		<i>T. carthlicum</i> Nevski	28	BA ^u
<i>Triticum</i>	Спельты	<i>T. macha</i> Dekapr. et Menabde	42	BA ^u D
		<i>T. spelta</i> L.	42	BA ^u D
		ssp. <i>tibetanum</i> (Shao) N.P. Gontsch.		
		ssp. <i>yunnanense</i> (King ex S.L. Chen) N.P. Gontsch.		
	Голозерные гексаплоиды	<i>T. vavilovii</i> (Thum.) Jakubz.	42	BA ^u D
		<i>T. compactum</i> Host	42	BA ^u D
		<i>T. aestivum</i> L.	42	BA ^u D
		ssp. <i>aestivum</i>		
		ssp. <i>hadropyrum</i> (Flaksb.) Tzvel.		
		ssp. <i>petropavlovskyi</i> (Udacz. et Migusch.) N.P. Gontsch.		
<i>Timopheevii</i> A. Filat. et Dorof.	Полбы	<i>T. araraticum</i> Jakubz.	28	GA ^u
		<i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.	28	GA ^u
		ssp. <i>militinae</i> (Zhuk. et Migusch.) Valdés & H. Scholz	28	GA ^t
	Спельты	<i>T. zhukovskyi</i> ** Menabde et Erizjan	42	GA ^u A ^m

Окончание табл. 4.10

1	2	3	4	5
<i>Compositum</i> N.P. Gontsch.	<i>Aegilotriticum</i>	<i>T. palmovae</i> G. Ivanov (syn. <i>T. erebuni</i> Gandil.)	28	DA ^b (DA ^u)
	Спельты	<i>T. kiharae</i> Dorof. et Migusch.	42	GA ^u D
		<i>T. soveticum</i> Zhebrak	56	BA ^u GA
		ssp. <i>fungicidum</i> (Zhuk.) N.P. Gontsch.	56	BA ^u GA
		<i>T. borisovii</i> Zhebrak	70	BA ^u DGA
	Голозерный октоплоид	<i>T. flaksbergeri</i> Navr.	56	GA ^u BA ^u

Примечание. Нами не приняты во внимание “нововведения” М. van Shlageren [1994]. А именно, за видами *T. boeoticum* и *T. dicocum* оставлено написание названий в общепринятой орфографии (см. с. 371).

* Подвиды указаны только для случаев, рассмотренных автором данной работы. Наличие других подвидов см. в работе В.Ф. Дорофеева с сотр. [1979].

** До обнаружения в природе и описания естественного вида *T. zhukovskyi* [Менабе В.Л., Ерицяна А.А., 1960] были экспериментально получены два вида-синтетика *T. timococcum* Kostov [Костов Д., 1936] и *T. edvardii* Zhebrak [Жебр-рак А.Р., 1939a; Zhebrak A., 1944] с такой же геномной формулой.

Виды *T. timococcum* Kost. и *T. edvardii* Zhebrak не включены в систему рода, так как они – аналоги естественного гексаплоидного вида *T. zhukovskyi*, также как вид *T. miguschovae* Zhir., голозерный аналог *T. kiharae*. Вид *T. fungicidum* Zhuk. переведен в ранг подвида *T. soveticum* – *T. soveticum* ssp. *fungicidum* (Zhuk.) N.P. Gontsch. comb. et stat. nov. [Goncharov N.P. et al., 2009].

Октоплоидный вид *T. timonovum*, как и все другие полученные на сегодняшний день автополиплоидные формы пшениц, не включен в систему рода. Кроме того, он, по результатам цитогенетических исследований и результатам дифференциальной окраски Е.Б. Бадаевой [2000], не является автополиплоидом. Правда появилось сообщение о его ресинтезе заново [Мурашев В.В., Морозова З.А., 2008].

В настоящее время система рода *Triticum* может быть представлена в следующем виде (табл. 4.10).

Основные отличия системы рода *Triticum* Н.П. Гончарова [Goncharov N.P., 2011] от системы В.Ф. Дорофеева и др. [Пшеница..., 1979]:

1) уточнены геномные формулы секции *Timopheevii*, донором генома А для которых послужила дикая однозернянка *T. urartu*, и как следствие отказ от деления на подроды, основанного на не подтвердившемся в настоящее время предположении об отличии геномов А видов эволюционных линий Emmer и *Timopheevii* (A^u для первых от *T. urartu* и A^b для вторых от *T. boeoticum*);

2) запись геномной формулы видов соответствует реальной (на первом месте указан геном материнской формы, давшей полиплоидному виду цитоплазму);

3) изменен таксономический статус “видов-мутантов” – *T. jakubzineri*, *T. militinae* (вероятно, гибрид между *T. timopheevii* и *T. carthlicum*) и *T. petropavlovskiyi* (гибрид между *T. aestivum* и *T. polonicum*);

4) включены все (не только *T. kiharae*) рукотворные амфиплоиды с пшеничными геномами и пшеничным hiatus’ом до декаплоидного уровня включительно, кроме единственно неиспользованной комбинации геномов – амфиплоида с геномной формулой ВВААВВ, который больше *Aegilops* (амфиплоид с геномом GGAАВВ или BBGGAA до сих пор ресинтезировать не удалось из-за его нежизнеспособности);

5) изменено число секций. Рукотворные виды включены в новую секцию *Compositum* N.P. Gontsch. sectio nov. При этом амфиплоид с геномом ВВАААА включен в секцию эволюционной линии Emmer;

6) включен *Aegilotriticum* с геномом DDAA.

Однако в систему рода нами не включены межродовые гибриды пшениц с ячменем, рожью, дасипирумом и пыреем и все автополиплоиды ди- и тетраплоидных пшениц (автополиплоиды гексаплоидных пшениц оказались нежизнеспособными).

В отличие от межродовых гибридов *Triticale* и *T. agropyrotriticum*, отвечающих статусу ботанического вида, гибриду *Haynaticum* Zhuk., полученному от скрещивания *Haynaldia vilosa* (L.) Schur с тетраплоидной пшеницей *T. dicoccum*, П.М. Жуковским был предложен статус нового рода. Хотя, строго следуя правилам номенклатуры для межродовых гибридов, *Haynaticum* должен быть включен в род *Triticum*, причем под ранее данным ему E. von Tschermak [1930] именем *T. turgidovillosum*. Амфиплоид Э. Чермака утерян, а образец П.М. Жуковского кариотипирован Е.Д. Бадаевой (ИМБ им. Энгельгардта, г. Москва), и наличие в нем генома *H. vilosa* экспериментально подтверждено [Бадаева Е.Д., р.с.]. Вопрос ботанического статуса *T. tetraurartu* Candil. (геном A^uA^uA^uA^u), а также автополиплоидов *tetraboeoticum* (синоним *T. erevani* Thum.) и *tetramonococcum* (оба с геномом A^bA^bA^bA^b) и *T. timonovum* Heslot et Ferrary (геном GGGG A^uA^uA^uA^u) требует детального обсуждения. Как мы уже отмечали выше, октоплоидный вид *T. timonovum* по результатам цитологического анализа методом дифференциальной окраски не является автополиплоидом [Бадаева Е.Д., р.с.]. Однако в настоящее время он получен заново [Мурашев В.В., Морозова З.А., 2008]. Также требует специального рассмотрения статус некоторых других амфиплоидов, хранящихся в генбанке Университета г. Киото [Catalogue..., 1997/1998]. Относительно включения–невключения ×*Triticale*, *T. agropyrotriticum*, *Tritordeum* и *Haynaticum* в объем рода *Triticum* нет твердоустоявшегося мнения. Попытка Дж. Мак Кея [1966; MacKey J., 2005] включить ×*Triticale* в систему рода *Triticum* осталась невостребованной [Hammer K. et al., 2011]. Изменится ли ситуация, прогнозировать сложно. Вероятно, ×*Triticale*, *T. agropyrotriticum*, *Tritordeum* и *Haynaticum* будут выделены либо в сборный род, либо со временем станут самостоятельными родами.

Таким образом, многие вопросы филогении пшениц требуют уточнения и дальнейшего детального изучения с привлечением более широкого материала. Нечетко определены границы рода *Triticum*. Число видов в роде разными исследователями определяется по-разному, и часто критерии, используемые для этой цели, спорные.

Ключ для определения видов рода *Triticum* дан в табл. 4.11. Исходя из развиваемой идеи, что предложенная нами классификация рода должна способствовать сохранению биоразнообразия пшениц в него включен ряд подвидов.

Таблица 4.11

**Ключ для определения видов рода *Triticum* L.
(по: [Гончаров Н.П., 2002], с дополнениями)***

1. Колосья ложноветвистые (за счет удлинения оси колосков). 2
+ Колосья ветвистые или нормальные 3
2. В каждом колоске по две колосковые чешуи, зерновки плотно заключены в чешуи *T. vavilovii* (Thum.) Jakubz.
+ В каждом колоске по четыре колосковые чешуи
. *T. turgidum* ssp. *jakubzineri* Udacz. et Schachm.
3. Колосковые и цветковые чешуи очень длинные 4
+ Колосковые и цветковые чешуи обычной длины 7
4. Колосья в зрелом состоянии на колоски не распадаются, зерновки легко вымолачиваются из колоса 5
+ Созревшие колосья распадаются на колоски после механического воздействия, колосья одноостные, колоски двузерные, зерновки плотно заключены в чешуи *T. ispahanicum* Heslot
5. Колосковые чешуи ригидные (грубые), длинные, зерновки удлинено-овальные 6
+ Колосковые чешуи травянистые (перепончатые), очень длинные, 3,0–3,5 см, со слабо выраженным килем, зерновки сильно удлинённые . . *T. polonicum* L.
6. Ости тонкие, мягкие, слабо зазубренные
. *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* (Udacz. et Migusch.) N.P. Gontsch.
+ Ости толстые, длинные, сильно зазубренные, членики оси колосьев по всей длине боковых ребер покрыты длинными волосками, у основания колоска – борода из волосков . . *T. dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf.
7. Колосковые чешуи и зерновки удлиненной формы 8
+ Колосковые чешуи и зерновки округлые, колос плотный ($D = 30\text{--}34$)
. *T. sphaerococcum* Perciv.
8. Колос рыхлый ($D = 14\text{--}22$), спельтоидный, в поперечнике округлый или квадратный 9
+ Колос не спельтоидный 13
9. Зерновки плотно заключены в чешуи 10
+ Зерновки легко вымолачиваются
. *T. spelta* ssp. *tibetanum* (Shao) N.P. Gontsch.
10. Колос пленчатый, колосковые чешуи очень жесткие 11
+ Колосковые чешуи умеренно жесткие, колос не отделяется от соломины, основной зубец колосковой чешуи короткий *T. spelta* L.

* В “Ключ...” не включены октоплоидный вид *T. soveticum* Zhebrak и его подвид *T. soveticum* ssp. *fungicidum* (Zhuk.) N.P. Gontsch., так как основным признаком для их выделения является цитологический – число хромосом.

11. Колос сильно веретеновидный, очень рыхлый, с малым числом зерен12
+ Колос умеренно рыхлый, в колосках 3 зерна и более
. *T. spelta* ssp. *yunnanense* (King ex S.L. Chen) N.P. Gontsch.
12. Колос остистый *T. palmovae* G. Ivanov
+ Колос с остевидными придатками
. *T. palmovae* ssp. *erebuni* (Gandil.) N.P. Gontsch.
13. Колосья имеют ости только на цветковых чешуях или безостые14
+ Ости на цветковых и колосковых чешуях одновременно, ось колоса тонкая, гибкая. *T. carthlicum* Nevski
14. Колос неплотный22
+ Колос плотный15
15. Зерновки неплотно заключены в чешуи20
+ Зерновки плотно заключены в чешуи16
16. Стержень колоса практически ровный или слегка зигзагообразный17
+ Стержень колоса зигзагообразный, колос очень плотный ($D = 44-50$)*, ости тонкие, нежные, укороченные *T. karamyshevii* Nevski
17. Колос плоский, лист с жестким, длинным опушением19
+ Зерновки плотно заключены в чешуи, колос плотный, легко отделяется от соломины, распадается на колоски. Боковая сторона колоса шире лицевой в 1,5–2 раза. Членики колосового стержня по ребрам с длинными густыми волосками18
18. Колос менее плотный ($D = 24-28$)
. *T. macha* ssp. *imereticum* Dekapr. et Menabde
+ Колос более плотный ($D = 35-37$).
. *T. macha* ssp. *tubalicum* Dekapr. et Menabde
19. Членики оси колоса по боковым ребрам с относительно узкой, 0,2–0,3 мм шириной, полоской волосков. Колосья по сравнению с шириной недлинные, слегка пирамидальной формы, плотные ($D = 30-54$). Колосковые чешуи жесткие, крыловидные, с невыступающим килем, на вершине переходящим в острый треугольный зубец. Боковой нерв колосковой чешуи сильно развит, образуя своим выступом второй небольшой зубец, между ними имеется остроугольная выемка (синус). Ости мягкие *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk.
+ Колосья менее плотные и более длинные. Членики оси колоса по боковым ребрам с более широкой (0,4–0,5 мм) полоской волосков.
. *T. zhukovskyi* Menabde et Erizjan (=syn. *T. timococcum* Kostov)
20. Колоски узкие, сильно сжатые, одно- или двузерные21
+ Колос очень плотный ($D = 33-54$), длина превышает ширину более чем в 3–4 раза, зерновки короткие, овальной формы. *T. compactum* Host
21. Колос плотный; одна, реже две зерновки на колосок, верхушка колоса всегда стерильная *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk.
+ Листья щетинисто-опушенные, членики при разломе стержня колоса всегда остаются прикрепленными своей верхней частью к основанию
. *T. kihara* Dorof. et Migusch.
22. Колосья очень узкие, сильно сжатые, колоски двцветковые, одно-, редко двузерные23
+ Колоски имеют два и более зерен на колосок25
23. Листья с жестким опушением, килевой зубец короткий и широкий в основании. Внутренняя цветковая чешуя после созревания зерновки расщепляется на две продольные части24

* Формула для расчета плотности приведена выше (см. с. 18).

Окончание табл. 4.11

- + Листья с бархатистым опушением, зубец главной боковой жилки значительно короче основного килевого зубца, который очень сильно выражен.
 *T. urartu* Thum. ex Gandil.
- 24. Колос узкий, плотный, колоски с одной или двумя остями, членики колосового стержня по ребрам и основаниям колосков густо покрыты длинными волосками, колосья весьма ломкие, листья и листовое влагалище имеют жесткое опушение *T. boeoticum* Boiss.
 + Колосья плоские, каждый колосок несет одну ость, членики колосового стержня и основания колосков голые или почти голые, колосья менее ломкие *T. monosocum* L.
- 25. Начиная со стадии молочной спелости колосья распадаются на колоски . . .26
 + Колосья в зрелом состоянии на колоски не распадаются28
- 26. Колосья широкие27
 + Колосья узкие, умеренно сжатые, ости тонкие, негрубые, легко распадающиеся *T. araraticum* Jakubz.
- 27. Колосья широкие, сильно сжатые, двузерные. Ширина двурядной стороны – 8–12 мм, лицевой – 5–8 мм. Наружная цветковая чешуя выпуклая, внутренняя – двукилевая. *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl.
 + Колос длинный, плоский ($D = 24$). *T. edvardii* Zhebrak
- 28. Колосковые чешуи по всей длине с сильно выступающим килем29
 + Колосковые чешуи только в верхней половине с сильно выступающим килем, реже с заметным килем по всей длине чешуи, ости обычно расходящиеся31
- 29. Удлиненные колосковые и цветковые чешуи (13–16 мм), колосья простые, довольно рыхлые ($D = 16$ –18), зерновки удлиненные *T. turanicum* Jakubz.
 + Членики стержня колосьев – 2,5–5,0 см, колосковые чешуи – 8–15 мм, колосья – 4–13 см и более, нередко ветвистые, рыхлые или плотные ($D = 16$ –50)30
- 30. Колосья с короткими вздутыми колосковыми чешуями длиной 8–11 мм, примерно в 1,5 раза короче прилегающих к ним цветковых чешуй, ость нижней цветковой чешуи спонтанно обламывается у основания, зерновки крупные, чаще мучнистые *T. turgidum* L.
 + Колосковые чешуи длиной 8–15 мм, менее чем в 1,5 раза короче прилегающих к ним цветковых чешуй, ость нижней цветковой чешуи спонтанно не обламывается у основания, зерновка стекловидная. *T. durum* Desf.
- 31. Имеется поперечная вдавленность у основания колосковой чешуи. Соломина под колосом полая. Колоски в колосе расставлены, косо направлены вверх, длина зерновок примерно в 2 раза превышает ширину.32
 + Поперечная вдавленность у основания колосковой чешуи отсутствует. Колосковые чешуи на верхушке обычно с одним хорошо развитым зубцом, иногда переходящим в короткую ость, более короткую, чем ость цветковой чешуи, реже равную ей; членики стержня колоса – 2–3 мм. Соломина под колосом заполнена сердцевинной сплошь или с небольшим просветом в центре, часть разновидностей – с фиолетовым зерном. Наличие в coleoptile 4–6 сосудистых пучков *T. aethiopicum* Jakubz.
- 32. Колосья грубые, колосковые чешуи очень жесткие, зерновки не осыпаются. Строение всего растения ригидное
 *T. aestivum* ssp. *hadropyrum* (Flaksb.) Tzvel.
 + Колосья негрубые, колосковые чешуи нежесткие, зерновки часто легко осыпаются. Растение не ригидное *T. aestivum* ssp. *aestivum*

Конспект рода *Triticum* L.

Genus *Triticum* L. 1753, Sp. Pl.: 85; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 37; Дорроф., А. Филат., Мигуш., Удач., Якубц. 1979, Культ. флора СССР, 1: 7.

Лектотип: *T. aestivum* L.

Sect. *Monococcon* Dum. 1823, Observ. Gram. Fl. Belg.: 95; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 163; N.P. Gonch., 2011, Pl. Syst. Evol., 295: t. 5. – *Crithodium* Link, 1834, Linnaea, 9: 132. – *Nivieria* Ser., 1841, Descr. et Fig. Cér. Europ. 4: 66. – *Triticum* sect. *Monococca* Flaksb. 1928, Изв. Гос. инст. опытно-агрон., 6, 2: 39.

Тип: *T. monococcum* L.

***T. urartu* Thum. ex Gandil.** 1972, Бот. журн. 57, 2: 176; Туманян, 1937, Тр. Арм. фил. АН СССР, Сер. биол., 2 : 211, descr. ross. – *T. michaelii* Zhuk. 1971, Культ. раст. и их сород., изд. 3: 96, nom. nud. – П. Урарту.

Тип: описан по экземпляру из Армении “Юго-вост. окраина Еревана близ сел Вохчаберд и Гехадир, 30 VI 1968, П. Гандилян”) в С.-Петербурге (LE!). – $2n = 14$. – Геном A^uA^u ⁴².

***T. boeoticum* Boiss.** 1854, Diagn. Pl. Or., sér. 1, 2, 13: 69; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1: 349. – *Crithodium aegilopoides* Link, 1834, Linnaea, 9: 132. – *Aegilops crithodium* Steud. 1855, Syn. Gram.: 355. – *T. aegilopoides* (Link) Bal. ex Körn. 1885, in Körn. et Wern. Handb. Getreideb. 1:109, non Forsk. 1775, Fl. Aegypt.-Arab.: 26. – *T. thaoudar* Reut. ex Hausskn. 1899, Mitt. Thüring. bot. Ver., N.F., 13-14: 66; Невский, 1934, Флора СССР, 2: 677. – *T. spontaneum* Flaksb. 1935, Культ. флора СССР, 1: 341, nom. illeg. – П. беотийская.

Тип: описан по экземпляру из обл. Беотия, Греция. – $2n = 14$. – Геном A^bA^b .

***T. monococcum* L.** 1753, Sp. Pl.: 86, s. str. – *T. pubescens* M. Bieb. 1800, Besch. Länd. Terek Casp. Meere: 81. – *T. hornemannii* Clementi, in Herrera, 1818, Agric. Gen. 1: 3. – *Nivieria monococcum* Ser. 1841, Descr. et fig. Cér. Europ. 4: 66. (104). – П. однозерная.

Тип: описан по экземплярам из Европы. – $2n = 14$. – Геном A^bA^b .

***T. sinskajae* A. Filat. et Kurk.** 1975, Тр. прикл. бот. ген. сел., 54, 1: 239–240. – П. Синской.

Тип: выделен из образца к-20970 *T. топососсит* из сборов П.М. Жуковского из Турции (“Турция, вилайет Кастамону”⁴³, Дадай. Выделена из популяции *T. топососсит* L., привезенной П.М. Жуковским в 1926 г. Репродукция Дагестанской опытной станции ВИР. 29 VI 1970, У. Куркиев, А. Филатенко”) в С.-Петербурге (WIR!). – $2n = 14$. – Геном A^bA^b .

⁴² Геномные формулы даны согласно N.P. Goncharov et al. [2009].

⁴³ Транскрипция П.М. Жуковского [1933] неоднозначна (в оригинале “Vilayet Castamuni”).

Sect. *Dicoccoides* Flaksb. 1928, Изв. Гос. инст. опытно-агрон., 6: 39; Дороф., А. Филат., Мигуш., Удач., Якубц. 1979, Культ. флора СССР, 1: 38.

Тип: *T. dicoccoides* (Körn. ex Asch. et Graebn.) Schweinf.

***T. dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf.** 1908, Ber. Dt. Bot. Ges. 26a: 310. – *T. hermonis* Cook, 1913, Bureau Plant. Ind. (USA) Bull., 274: 13. – **П. двузерновидная.**

Тип: описан по сборам 1855 г. Т. Kotschy с северо-западных склонов горы Хермон, Израиль. – $2n = 28$. – Геном ВВА^uA^u.

***T. dicoccum* (Schränk) Schübler.** 1818, Char. et Descr. Cereal. Hort. Tübing.: 29. – *T. spelta* var. *dicoccon* Schränk, 1789, Baier. Fl. 1: 389. – *T. spelta* Host, 1805, Gram. Austr. 3: 21, t. 30, non Linn. – *T. farrum* Bayle-Bar. 1809, Mon. Cer.: 50, t. 4, f. 1–2. – *T. amylea* Ser. 1818, Mélanges bot., 2: 124. – *T. zea* Wagini, 1819, Anb. Getreid.: 33. – *Spelta amylea* Ser. 1841, Cér. Europ.: 76 (114). – **П. двузерная, или полба.**

Тип: описан по экземплярам из Европы. – $2n = 28$. – Геном ВВА^uA^u.

***T. karamyshevii* Nevski,** 1935, Сов. бот., 6: 127. – *T. paleocolchicum* Menabde, 1940, Сообщ. Груз. фил. АН СССР, 1, 9: 689, nom. illeg. – *T. georgicum* (Dekapr. et Menabde) Dekapr. 1941, Сообщ. АН ГрузССР, 2: 10. – **П. Карамышева.**

Тип: вероятно, в Тбилиси; описан по экземпляру из окр. пос. Асли, Грузия. – $2n = 28$. – Геном ВВА^uA^u.

***T. ispahanicum* Heslot,** 1958, Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 247: 2479. – **П. исфаханская.**

Тип: вероятно, во Франции; описан по экземплярам из окрестностей г. Исфахан, Иран. – $2n = 28$. – Геном ВВА^uA^u.

***T. turgidum* L.** 1753, Sp. Pl.: 86, emend. Thell. 1918, Naturw. Wochenschr., N. F. 17: 470 – *T. compositum* L. 1774, Syst. Pl., ed. 13, 108. – **П. тучная, или английская.**

Тип: описан по экземплярам из Европы. – $2n = 28$. – Геном ВВА^uA^u.

***T. durum* Desf.** 1798, Fl. Atlant. 1: 114. – *T. alatum* Peterm. 1849, Deutschl. Flora, 27, 1: 647. – **П. твердая.**

Тип: описан из Северной Африки; вероятный изотип в С.-Петербург (LE). – $2n = 28$. – Геном ВВА^uA^u.

***T. turanicum* Jakubz.** 1947, Селекц. и семеновод., 14, 5: 46; Якубц. 1948, Тр. прикл. бот. ген. сел., 28, 1: 218. – *T. orientale* Perc. 1921, Wheat Plant: 204–205, non M. Bieb., 1808, Flora Tauro-Caucasa, 1: 86. – *T. percivalii* Hubb. Ex Schieman, 1948, Züchter 19: 323, nom. illeg. – *T. percivalianum* Parodi, 1959, Descr. Pl. Cult., 1: 143, nom. illeg. – **П. туранская.**

Тип: описан по экземплярам из иранской провинции Хоросан. – $2n = 28$. – Геном ВВА^uA^u.

***T. polonicum* L.** 1762, Sp. Pl., ed. 2: 127. – *T. maximum* Vill. 1787, Hist. Pl. Dauph. 2: 158. – *T. glaucum* Moench, 1794, Method. plant.:

174. – *T. abyssinicum* Steud. 1855, Syn. Pl. Glumac., 1: 342. – *Deina polonica* (L.) Alef. 1866, Landwirt. Fl.: 336. – **П. польская.**

Тип: описан по экземплярам неизвестного происхождения (вероятно, из европейских ботанических садов). – $2n = 28$. – Геном ВВА^uA^u.

T. aethiopicum Jakubz. 1947, Селекц. и семеновод., 14, 5: 46; Якубц. 1948, Тр. прикл. бот. ген. сел., 28, 1: 218. – *T. abyssinicum* (Vav.) Vav., в Фляксб. 1939, Опред. наст. хлебов: 92, non Steud. 1855, Syn. Pl. Glumac., 1: 342. – **П. эфиопская.**

Тип: описан по экземплярам, собранным Н.И. Вавиловым в Эфиопии. – $2n = 28$. – Геном ВВА^uA^u.

T. carthlicum Nevski, 1934. Флора СССР, 2: 685. – *T. persicum* Vav. 1919. Изв. Петровск. с.-х. акад. 1918, 1–4: 177–178, ex Zhuk. 1922–1923, Тр. прикл. бот. сел., 13, 1: 46–47, non. Aitch. et Hemsl. 1886, Trans. Linn. Soc. London, Bot., 3: 127. – *T. paradoxum* Parodi, 1940, Rev. Argent. Agron., 7, 1: 49, nom. illeg. – *T. ibericum* Menabde, 1948, Пшен. Груз.: 50, nom. illeg. – **П. карталинская, или дика.**

Тип: рис. X–XII в П.М. Жуковский, 1922–1923, цит. соч. – $2n = 28$. – Геном ВВА^uA^u.

Sect. *Triticum* Zvelev, 1976, s. str., Злаки СССР: 164; Дороф., А. Филат., Мигуш., Удач., Якубц. 1979, Культ. флора СССР, 1: 186, s.stric.; N.P. Gonch. 2011, Pl. Syst. Evol., 295: t. 5. – *Triticum* sect. *Fruementum* Dum. 1823, Observ. Gram. Fl. Belg.: 94. – *Triticum* sect. *Spelta* Dum. 1823, Observ. Gram. Fl. Belg.: 94. – *Triticum* sect. *Speltoideae* Flaksb. 1928, Изв. Гос. инст. опытно. агроном., 6, 2: 39.

Тип: *T. aestivum* L.

T. macha Dekapr. et Menabde, 1932, Тр. прикл. бот. ген. сел., Сер. 5, 1: 14. – *T. tubalicum* Dekapr. 1949, в Гроссг. Опред. раст. Кавк.: 718, descr. ross. – *T. imereticum* Dekapr. 1949, в Гроссг. Опред. раст. Кавк.: 718, descr. ross. – **П. маха.**

Тип: описан по экземплярам из окр. пос. Лечхуми; вероятно, в Тбилиси. – $2n = 42$. – Геном ВВА^uA^uDD.

T. spelta L. 1753, Sp. Pl.: 86. – **П. спельта, или настоящая полба.**

Тип: описан по экземпляру европейского происхождения. – $2n = 42$. – Геном ВВА^uA^uDD.

T. vavilovii (Thum.) Jakubz. 1933. в Жуковский, Земледельч. Турция: 705, рис. 379; Якубц. 1933, Социалист. растениеводство, Сер. А, 5: 222; Якубц. 1933, Природа, 11: 73. – *T. vulgare compositum* var. *vavilovii* Thum. 1933, Опред. хлебн. злаков: 193. – *T. vavilovianum* Jakubz. 1935, в Вавилов, Научн. осн. селекц. пшеницы: 10, nom. illeg. – **П. Вавилова.**

Тип: описан по экземпляру из вилайета Ван, Турция “*T. vavilovianum* Jakubz. Восточная Анатолия, озеро Ван. 1933. Собр. Туманян, Опр. Якубцинер” (WIR!). – $2n = 42$. – Геном ВВА^uA^uDD.

T. compactum Host, 1809, Gram. Austr. 4: 4, t. 7. – П. карликовая, или ежовка.

Тип: описан по экземплярам из Австрийской Штирии. – $2n = 42$. – Геном BBA^uA^uDD .

T. aestivum L. 1753. s. str., Sp. Pl.: 85, nom. cons., emend. Fiori et Paoletti, 1896, Fl. anal. Ital. 1: 107. – *T. hybernum* L. 1753., Sp. Pl.: 86. – *T. sativum* Lam. 1778, Fl. Fr. 3: 625. – *T. vulgare* Vill. 1787, Hist. Pl. Dauph. 2: 153, nom. illeg. – П. мягкая, или обыкновенная.

Тип: Описан по экземплярам из Европы. – $2n = 42$. – Геном BBA^uA^uDD .

T. sphaerococcum Percival, 1921, Wheat Plant: 321. – П. круглозерная, или индийская карликовая.

Тип: описан по экземплярам из Индии. – $2n = 42$. – Геном BBA^uA^uDD .

Sect. *Timopheevii* A. Filat. et Dorof. 1978, в Дороф. и Мигуш., Тр. прикл. бот. ген. сел., 62, 2: 151; в Дороф., А. Филат., Мигуш., Удач., Якубц. 1979, Культ. флора СССР, 1: 304, descr. ross. – *Triticum* sect. *Andropogon* Jakubz. 1962, Symp. gen. and wheat breed. Martanvasar: 407, 409, nom. illeg.

Тип: *T. araraticum* Jakubz.

T. araraticum Jakubz. 1947, Селекц. и семеновод., 14, 5: 46; Якубц. 1948, Тр. прикл. бот. ген. сел., 28, 1: 218. – *T. armeniacum* (Jakubz.) Makush. 1938, Докл. АН СССР, Нов. Сер. 21, 7: 350, non Nevski, 1934, Фл. СССР, 2: 683. – *T. montanum* Makush. 1948, Учен. зап. Ленингр. педаг. инст., 66, Бот. 8: 141, nom. illeg. – *T. chaldicum* Menabde, 1948, Пшен. Грузии: 196. – *T. nikolai* An. Fed. et Tacht. ex Zhuk. 1968, Бот. журн. 53, 4: 442, nom. nud. – П. араратская.

Тип: описан по экземплярам из сборов близ с. Шорбулаг, Армения; вероятно, в Ереване. – $2n = 28$. – Геном GGA^uA^u .

T. timopheevii (Zhuk.) Zhuk. s. str., 1928, Тр. прикл. бот. ген. сел., 19, 2: 64, рис. 1–3. – П. Тимофеева, или зандури.

Тип: описан по экземплярам из сборов близ с. Азарми, Карталия, Грузия; вероятно, в Тбилиси. – $2n = 28$. – Геном GGA^uA^u .

T. zhukovskyi Menabde et Ericzjan, 1960, Сообщ. АН ГрузССР, 25, 6: 732. – *T. timococcum* Kostov⁴⁴, 1936, Докл. АН СССР, 1(10), 1: 34–35. – *T. edvardii* Zhebrak, 1944, Тр. Моск. с.-х. акад., 6: 51. – П. Жуковского.

Тип: описан по экземплярам из окр. пос. Лечхуми; вероятно, в Тбилиси. – $2n = 28$. – Геном $GGA^uA^uA^bA^b$.

Sect. *Compositum* N.P. Gontsch. 2009, in Goncharov, Golovnina, Kondratenko, Breed. Sci., 5: 493; id, 2011, Pl. Syst. Evol., 295: t. 5:9.

Тип: *T. xsoveticum* Zhebrak.

⁴⁴ *T. timococcum* и *T. edvardii* – рукотворные, искусственно полученные виды-аналоги естественного вида *T. zhukovskyi* (детали см. [Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., 2008; Goncharov N.P. et al., 2009]).

T. ×palmovae G. Ivanov, 1984, Бюлл. ВИР, 142: 78. – *T. erebuni* Gandil. 1984. Бюлл. ВИР, 142: 77, nom. illeg. – *T. ×teres* H.R. Jiang & X.X. Kong. 1986. Acta Bot. Boreal. – Occid. Sin., 6(3): 206, nom. illeg. – **П. Пальмовой.**

Тип: амфиплоид от скрещивания *Ae. squarrosa* × *T. boeoticum* (“30 VI 1983, Г. Иванов”) в С.-Петербурге (WIR!). – $2n = 28$. – Геном DDA^uA^u.

T. ×kiharae Dorof. et Migusch. 1977, Бюлл. ВИР, 83: 71. – **П. Кихары.**

Тип: амфиплоид от скрещивания *T. timopheevii* × *Ae. squarrosa*; вероятно в С.-Петербурге. – $2n = 42$. – Геном GGA^uA^uDD.

T. ×soveticum Zhebrak, 1939, Докл. АН СССР, 25 (1): 57–60; id, 1944, Nature, 3888: 550; id, 1944, Тр. Моск. с.-х. акад., 6: 52. – *T. fungicidum* Zhuk. 1944, Тр. Моск. с.-х. акад., 6: 9. – **П. советская.**

Тип: амфиплоид от скрещивания *T. durum* × *T. timopheevii*; вероятно, в Москве. – $2n = 56$. – Геном BBA^uA^uGGA^uA^u.

T. ×borisovii Zhebrak, 1944, Nature, 3888: 551, descr. angl.; id, 1944, Тр. Моск. с.-х. акад., 6: 53, descr. ross. – **П. Борисова.**

Тип: амфиплоид от скрещивания *T. aestivum* × *T. timopheevii*; вероятно, в Москве. – $2n = 70$. – Геном BBA^uA^uDDGGA^uA^u.

T. ×flaksbergi Navr. 1981, Бюлл. ВИР, 106: 84–85. – **П. Фляксбергера.**

Тип: амфиплоид от скрещивания *T. carthlicum* × *T. timopheevii*; вероятно, в Дербенте, Дагестанская республика, РФ. – $2n = 56$. – Геном BBA^uA^uGGA^uA^u.

Рассмотрим подробнее виды и подвиды гексаплоидных пшениц Китая. Согласно историческим материалам, земледелие Китая возникло одновременно с расписным гончарным мастерством и связано со становлением народа янгшао. В находках этого периода обнаружены изображения проса, сорго и риса. Указания же на выращивание пшеницы отсутствовали вплоть до начала шанг-периода (1765 г. до н. э.) [Якубцинер М.М., 1956]. Таким образом, по самым оптимистичным оценкам, возделыванию пшениц в Китае не более 4 тыс. лет. В Малой Азии к этому времени обособились практически все известные на данный момент виды пшениц всех трех уровней пloidности [Zohary D., Hopf M., 2000]. Кроме того, занятые под ними площади были уже очень значительными, т. е. пшеницы прошли к этому времени существенную селекционную проработку. Существует несогласующаяся с этими гипотезами точка зрения немецкого исследователя Н. Solms-Laubach [1899], полагавшего, что возделывание различных пшениц началось в Центральной Азии, когда пустыня Гоби была морем, и климатические условия, равно как и фитогеографические регионы, отличались от существующих в настоящее время. Она кажется маловероятной, так как дикие тетраплоидные пшеницы в Китае не обнаружены [Feldman M., 2001]. Тем не менее, как мы отмечали выше, существует ничем не подкрепленное и не подтвержденное еще высказывание китайских исследователей о независимом происхождении мягкой пшеницы в Китае [Yen C. et al., 1988].

T. aestivum ssp. *petropavlovskyi* (Udacz. et Migusch.) N.P. Gontsch. Вид, описанный Р.А. Удачным, Э.Ф. Мигушовой [1970], характеризуется длинной колосковой и цветковой чешуей (почти как у *T. polonicum*) и наличием остевидных отростков на колосковой чешуе (почти как у *T. carthlicum*).

Глиадины. Использование спектров запасных белков (глиадинов) удобно для анализа взаимосвязи между образцами с длинной чешуей из популяции пшеницы “Arrancada” из Португалии и *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* из Синьцзяна (Китай).

Видим, что полиморфизм практически не наблюдается ни у образцов *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* из Синьцзяна (рис. 4.41, дорожки 1–10), ни

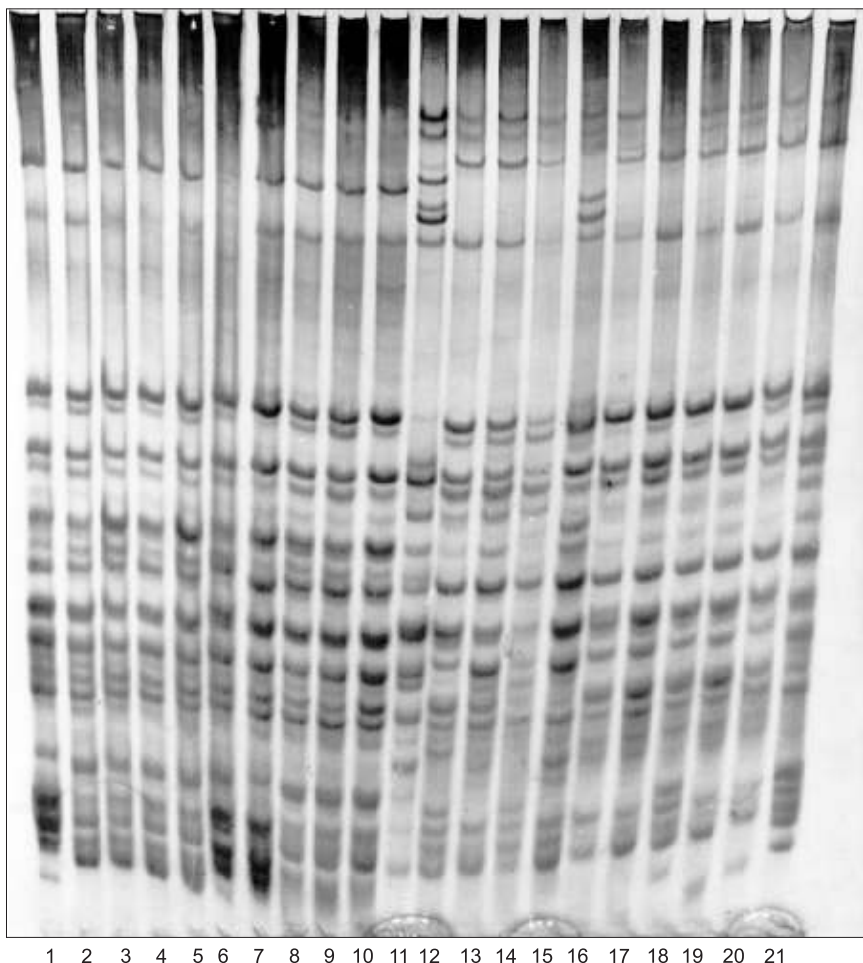


Рис. 4.41. Спектр запасных белков *T. aestivum* ssp. *petropavlovskyi* (дорожки 1–10) и *T. aestivum* (дорожки 11–21): Xinjiang landrace (1), к-43351 (2), к-43376 (3), к-44126 (4), к-51763 (5), к-51764 (6), To-Mai-Chi (7), KU 501 (8), KU 502 (9), KU 503 (10), Chinese Spring (11), PI 191620 (12), PI 191828 (13), PI 191834 (14), PI 191837 (15), PI 191845 (16), PI 191872 (17), PI 191912 (18), AUS 20561 (19, 20) и PI 191834 (21) (из: [Watanabe N. et al., 2004a]).

в образцах “Arrancada” из Португалии (см. рис. 4.41, дорожки 12–21). Более того, различия между данными группами незначительны. В гл. 1 и 2 мы рассмотрели наследование ряда морфологических признаков и ярового типа развития у этого вида, а в гл. 3 предложили рассматривать его как искусственно полученный амфиплоид. По этой причине виду нами изменен таксономический статус [Гончаров Н.П., 2002; Goncharov N.P., 2005]. Ранее Е.В. Зуев [1992] описал полученные в Мексике гибриды между *T. aestivum* и *T. polonicum* в качестве подвида мягкой пшеницы. Мы эту ревизию распространили на все образцы со схожим фенотипом. В системе рода *Triticum* он нами рассматривается как подвид *T. aestivum* (*T. aestivum* ssp. *petropavlovskiyi* (Udacz. et Migusch.) N.P. Gontsch.). Результаты наших исследований ярового типа развития у образцов этого вида косвенно указывают на его неэндемичность для Китая (см. разд. 2.3.1). Ряд других исследователей также полагают, что вид получен от скрещивания мягкой пшеницы с *T. polonicum* [Орел Л.И. и др., 1990]. Кроме того, по нашим данным, у вида практически отсутствует полиморфизм по запасным белкам [Watanabe N. et al., 2004a], что также косвенно может говорить о его гибридном происхождении. В.М. Берлянд-Кожевников, В.Ф. Дорофеев [1976], применяя предложенную К.М. Завадским процедуру “определения самых общих признаков биологического вида” к видам рода *Triticum*, выявили что *T. petropavlovskiyi* не обладает всеми общевидовыми признаками.

T. aestivum ssp. *tibetanum* Shao и *T. aestivum* ssp. *yunnanense* King ex S.L. Chen. Подвиды *T. aestivum* – *T. aestivum* ssp. *tibetanum* Shao и *T. aestivum* ssp. *yunnanense* King ex S.L. Chen требуют более подробного исследования. Здесь же только заметим, что их, исходя из морфологических признаков колоса, целесообразнее отнести в подвид *T. spelta* – *T. spelta* ssp. *tibetanum* (Shao) N.P. Gontsch. comb. nov. и *T. spelta* ssp. *yunnanense* (King ex S.L. Chen) N.P. Gontsch. comb. nov. [Гончаров Н.П., 2002], а не *T. aestivum*, как это делают китайские исследователи [King S.B., 1959]. Причем и по хозяйственно-биологическим характеристикам, и по условиям произрастания последний подвид не отличается от таковых *T. spelta* [Dong Y. et al., 1981]. Понимая некоторую относительность отнесения этих двух подвидов к *T. spelta*, считаем, что они должны быть включены в этот вид, несмотря на то что их спельтоидность обусловлена иным, чем у *T. spelta* геном.

С *T. aestivum* ssp. *tibetanum* ситуация усложняется еще и тем, что объем подвида авторами строго не определен. Однако, по мнению К. Tsunewaki et al. [1990], его отнесение к мягкой пшенице вызывает некоторое недоумение, так как тип описан как пленчатый спельтоид [Shao Q., Basang C., 1980]. Причем гены, контролирующие пленчатость у него и *T. spelta*, по одним данным, аллельны [Cao W. et al., 1997], по другим – ген, детерминирующий пленчатость, локализован в хромосоме 2DS [Chen Q-F. et al., 1999], т. е. является *Tg*. Если результаты последней работы будут подтверждены, то ssp. *tibetanum*, скорее всего, является искусственным син-

тетиком, полученным в последнее время, так как у всех естественных пленчатых гексаплоидов пленчатость контролируется доминантным геном, локализованным в хромосоме 5A. В то время как у рассматриваемых нами образцов *ssp. tibetanum* генетический контроль схож с таковым, описанным E.R. Kimber, G.G. Rowland [1974] для искусственного синтетика *T. durum* + *As. squarrosa*. У *ssp. tibetanum* интересен ареал: только на территории Китая единичные находки в районе крупных населенных пунктов вдоль р. Цанг [Shao Q. et al., 1980]. Эндемичность всех трех подвидов гексаплоидных видов пшениц относительна, так как все тетраплоидные виды пшениц Китая, вероятнее всего, заимствованы из других регионов [Якубцинер М.М., 1959a]. О вероятном искусственном происхождении *ssp. tibetanum* свидетельствуют результаты изучения этого подвида и ряда других гексаплоидных пшениц [Cao W. et al., 2000] (см. табл. 3.18).

Согласно результатам изучения, несмотря на то что у *T. spelta* и *T. tibetanum* и *T. yunnanense* спельтоидность контролируется неаллельными генами, считаем целесообразным для придания стройности и логичности системы рода *Triticum* перевести два последних вида в подвиды настоящей полбы *T. spelta*, так как определение видов (подвидов) в любых “Ключах...” (см., например, с. 393–395), основанных на морфологических признаках, идет по характерным для вида (подвида) признакам, а гены важны только при определении филогении и родственных отношений в роде. Ниже приведено изменение их статуса.

***Triticum spelta ssp. tibetanum* comb. et stat. nov. (Shao) N.P. Gontsch.** – *Triticum aestivum ssp. tibetanum* Shao, 1980, *Acta genetica Sinica*. 7, 2: 155.

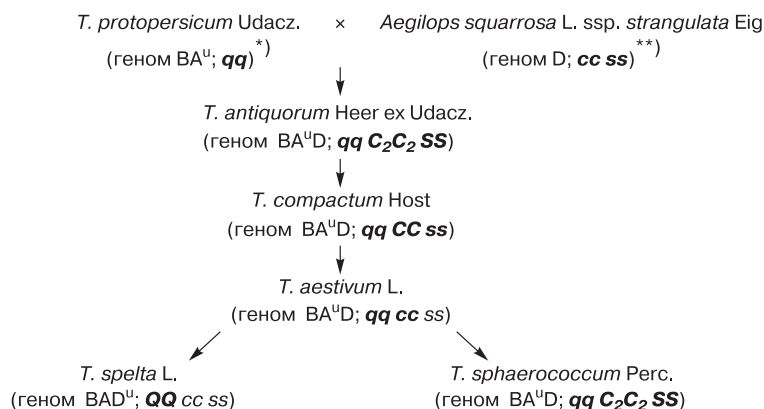
***Triticum spelta ssp. yunnanense* comb. et stat. nov. (King ex S.L. Chen) N.P. Gontsch.** – *Triticum aestivum ssp. yunnanense* King, 1959, *Pressed Nanjing Agric. College*: 21–22, descr. sin. – *Triticum aestivum ssp. yunnanense* King ex S.L. Chen, 1997, *Navon* 7: 230.

Заметим, что по сообщению М.М. Якубцинера [1959a], эндемичный китайский подвид мягкой пшеницы был описан в 1947 г. П.М. Жуковским под названием *T. aestivum ssp. amplissifolium* Zhuk. Хотя у П.М. Жуковского [1949] он описан как новый вид. В настоящее время его судьба неизвестна.

В целях сохранения *Aegilotriticum* в коллекциях опишем *T. erebuni* Gandil. как подвид *T. palmovae* G. Ivanov, а не только как синоним этого вида.

***Triticum ×palmovae ssp. erebuni* comb. et stat. nov. (Gandil.) N.P. Gontsch.** – *Triticum ×erebuni* Gandil. 1984. Бюлл. ВИР, 142: 78.

Использование результатов сравнительно-генетических и молекулярно-биологических исследований для филогенетических построений. Все известные российские тритикологи – Д. Ларионов [1914], К.А. Фляксбергер [1935], М.М. Jakubziner [1959] – предлагали схемы происхождения мягкой пшеницы. Последователи К.А. Фляксбергера – Н.И. Вавилова предложили суммирующую исследования ВИР схему [Удачин Р.А., 1991]:



Примечание. * – в скобках после геномной формулы указаны гены, контролирующие морфологические признаки колоса и форму зерновок, на которых основаны классификации пшениц, в том числе и генетическая Дж. Мак Кея [1989; MacKey J., 2005]; ** – жирным шрифтом нами выделены гены, по которым в нашем исследовании получены экспериментальные результаты об их аллельных взаимоотношениях и характере наследования.

Слабым местом этой и всех других предложенных ранее схем филогении пшениц является отсутствие информации о характере (типе) генетического контроля идентичных по своему фенотипическому проявлению морфологических признаков. Часто эти внешние морфологические признаки являются случайно выбранными. И возможная схема происхождения полиплоидных пшениц (рис. 4.42), и “генетическая” система рода *Triticum* Дж. Мак Кея [1989, MacKey J., 2005] построены на предположении, что морфологические отличия между гексаплоидными видами пшениц обусловлены тремя парами неаллельных генов (см. табл. 1.5). А именно, геном *Q*, обуславливающим спельтоидность колоса (его рецессивная аллель *q* детерминирует нормальную форму колоса, легкий обмолот и “нежесткость” колосковой чешуи); геном *s* и его доминантной аллелью *S*, обуславливающими, соответственно, нормальную и компактную формы колоса; геном *S* и его рецессивной аллелью *s*, обуславливающими, соответственно, удлиненную и округлую форму зерновок. Как оказалось, морфологические отличия, являющиеся основными критериями в таксономии для выделения видов, чаще всего обусловлены олиогенами [Swaminathan M.S., Rao M.V.P., 1961]. Однако вид *T. vavilovii* уже не может быть описан в этой четырехлокусной схеме, так как он характеризуется кроме спельтоидности еще и ветвистоколосостью. Ген *q*, имеющийся у гексаплоидного *T. aestivum* и у тетраплоидного *T. carthlicum* видов, отсутствует у диплоидного вида *T. urartu*, являющегося для них донором генома *A^u*; ген *S*, имеющийся у *T. compactum*, и ген *s* – у *T. sphaerococcum* и *T. antiquorum* не обнаружены у *Ae. squarrosa* (донора генома *D*) [Miller T.E., 1987]. Заметим, что хромосома 5А мягкой пшеницы, несущая гены: *B1*, обуславливающий безостость, *Vrn1* – яровость, *q* – голозерность и неспельтоидный тип

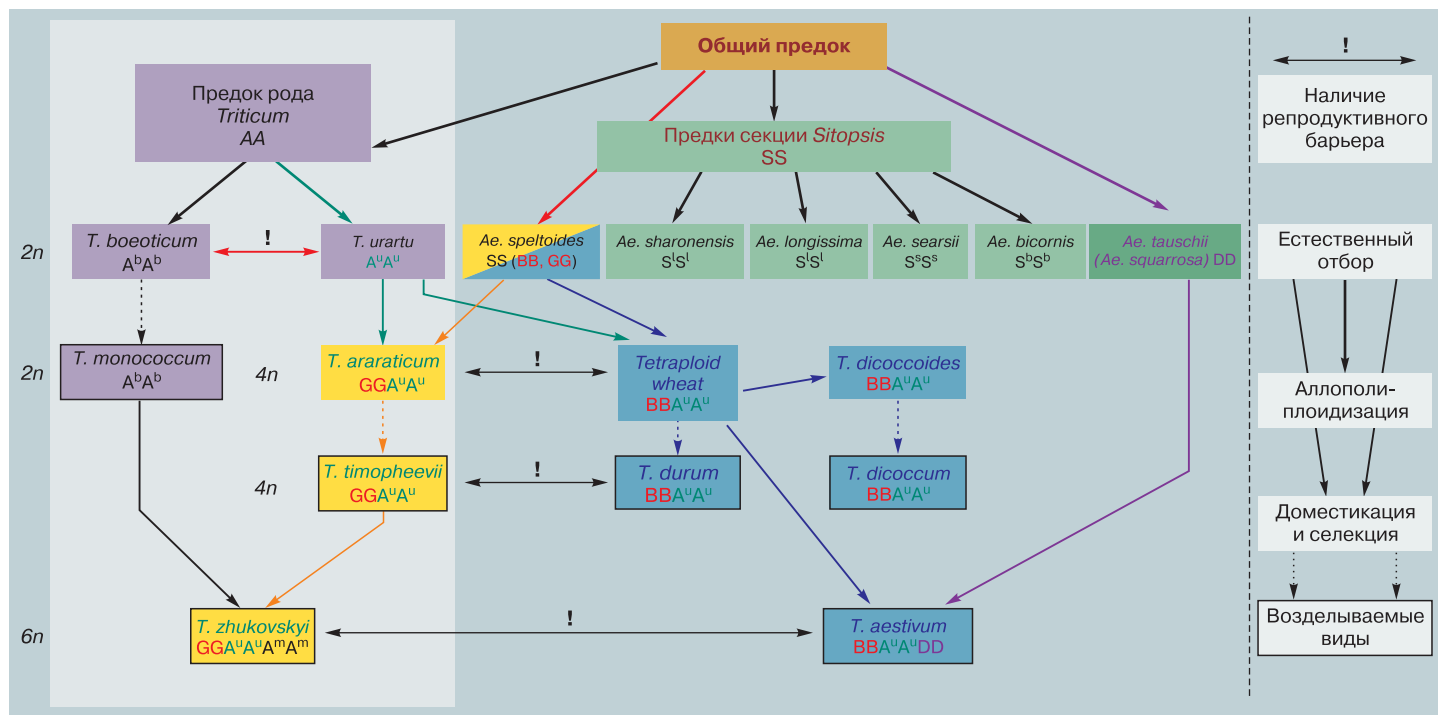


Рис. 4.42. Схема происхождения мягкой пшеницы (по: [Goncharov N.P., 2011]).

колоса, больше напоминает таковую голозерного вида *T. sinskajae* (геном A^b) (см. разд. 3.1.3), чем *T. urartu* (геном A^u).

И даже если принять во внимание вероятность, что ген *C* у *Ae. squarrosa* дает иной, чем у гексаплоидных пшениц фенотипический эффект (см. разд. 1.2, рис. 1.25), то ни *T. antiquorum*, ни *T. sphaerococcum* им не обладают. Следовательно, опять получается разрыв в предложенной Р.А. Удачинным [1991] схеме происхождения мягкой пшеницы. Таким образом, гены *C* и *s* не проясняют схемы филогении пшениц, хотя и не позволяют отдать предпочтение ни одной из них (см. разд. 4.3). Оба гена *C* и *s* локализованы в хромосомах генома D, т. е. либо “пришли” в мягкую пшеницу от *Ae. squarrosa*, либо являются “приобретением” полиплоидных видов в ходе эволюции. Вставка в схему промежуточных звеньев (видов *T. antiquorum* и *T. compactum*) в свете выполненных нами исследований не является обоснованной и делает в ней только два лишних разрыва. Гипотеза об округлозерности как признаке примитивных видов и его использовании как критерия эндемичности при определении микрогенцентров [Жуковский П.М., 1985а] в настоящее время экспериментально не доказана. Е.Н. Синская [1969] считает *T. antiquorum* интегральным видом, сочетающим в себе признаки, как общие родственным древним (исчезнувшим и существующим), так и “молодым” видам пшениц, относя к “древним” признакам и округлозерность. Является ли этот признак примитивным – вопрос открытый: если является, то какие-либо образцы *Ae. squarrosa* должны иметь округлое зерно. До настоящего времени таковых не обнаружено, поэтому мутация должна иметь место у гексаплоидов, причем дважды – сначала в одну сторону, затем в другую (см. с. 404). А это уже слишком сложная гипотеза, чтобы быть рабочей. Нами показано, что тип компактоидности колоса *T. antiquorum*, несмотря на некоторое внешнее различие с таковым *T. sphaerococcum*, не отличается от него характером генетического контроля (см. разд. 1.2). Признак “яровость–озимость” также оказался не только удобной моделью для изучения вопросов генетики индивидуального развития и адаптивности, но и сравнительной генетики и филогенетики пшениц [Golovnina K.A. et al., 2010]. С его использованием мы смогли отделить *T. sphaerococcum* от остальных видов (см. разд. 2.3.3). Н. Kihara полагал, что мягкая пшеница произошла от скрещивания *T. spelta* с *T. compactum*. Однако в настоящее время считается, что *T. compactum* – более молодой вид [Бадаева Е.Д., 2000]. Кроме того, нами показано, что гены компактной формы колоса *T. compactum* и *T. sphaerococcum* неаллельны [Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 2005].

Обобщенная схема происхождения пшениц, составленная по результатам сравнения нуклеотидных последовательностей хлоропластного гена *trnK* (транспортная РНК лизина) и ядерных генов *Acc-1* (ацетил-СоА-карбоксилаза), *Pgk-1* (фосфоглицераткиназа), *Vrn1* (тип развития), *Q* (спельтоидность и пленчатость–голозерность), *GPT* (глюкозо-6-фосфаттрансфераза), *G6PDH* (глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа) и данным сравнительно-генетического анализа, представлена на рис. 4.42. Нуклеотидные последователь-

ности геномов *A* исследованных нами видов пшениц разделились на два варианта – *A^u* (донор *T. urartu*) и *A^b* (донор *T. boeoticum*), согласно источникам их обнаружения. Оба варианта появились в природе до начала культивирования диплоидных пшениц человеком и ранее происхождения полиплоидных видов.

Как неоднократно отмечалось ранее, узким местом всех “негенетических” систем рода *Triticum*, является отсутствие информации о характере генетического контроля идентичных по своему фенотипическому проявлению морфологических признаков, которые служат отправными точками для определения меж- и внутривидовых родственных связей [Мак Кей Дж., 1989]. У пшениц к ним относятся: форма и окраска колоса и зерновок, остистость, пленчатость и ряд других [Дорофеев В.Ф. и др., 1979]. Заметим, что признак пленчатость использовали еще древние римляне, разделяя пшеницу на голозерную *Triticum* и пленчатую *Zea*. Список генов, контролирующих таксономически значимые признаки, сравнительно генетически изученные, приведен в табл. 4.12. Гены серий *B* и *Hd*, контролирующие разный тип безостости (см. рис. 1.15), являются “разновидностными” и рассматриваются нами независимо. При сравнительном исследовании с их помощью можно разделять мягкую пшеницу на подвиды – европей-

Таблица 4.12

**Пример некоторых таксономически значимых генов пшениц
(по: [Goncharov N.P., 2001], с добавлениями)**

Ген	Признак	Примечание
<i>B</i>	Безостость	Разновидностный
<i>Hd</i>	Худед	То же
<i>Bg</i>	Черная окраска колоса	»
<i>bh</i>	Ветвистоколосость	Видовой
<i>C</i>	Компактный колос	То же
<i>C2</i>	То же	»
<i>Hg</i>	Опушение колосковой чешуи	Разновидностный
<i>lg</i>	Безлигульность	То же
<i>P</i>	Длина чешуи	Видовой
<i>P2</i>	То же	То же
<i>Pp</i>	Фиолетовое зерно (перикарп)	»
<i>q/Q</i>	Спельтоидность, пленчатость	»
<i>R</i>	Красный цвет зерна	Разновидностный
<i>Rg</i>	Красный цвет чешуи	То же
<i>s</i>	Округлозерность	Видовой
<i>sog</i>	Голозерность	То же
<i>ta</i>	Персикоидность	Видовой
		(у большинства образцов вида)
<i>Tg</i>	Легкость вымолота	Подвидовой
<i>V</i>	Ветвистоколосость	Видовой
Не изв.	Наличие экстрачешуй	Подвидовой
То же	Цвет остей	Разновидностный

ский и азиатский. Заметим, что Н.И. Вавилов [1958] выделял китайские образцы мягкой пшеницы в особый подвид *T. aestivum* ssp. *sinicum* Vav.

Сведение в “генетической системе” рода *Triticum* Дж. Мак Кеем [1989] межвидовых отличий к малому числу генов, работающее на гексаплоидном уровне, встречается существенные затруднения на тетраплоидном, на котором, с нашей точки зрения, более удобным является возвращение к не очень популярному в настоящее время понятию “радикал вида” (в понимании Н.И. Вавилова [Vavilov N.I., 1922]). К признакам, определяющим видовую принадлежность тетраплоидных пшениц относятся:

- а) **короткие вздутые колосковые чешуи** у *T. turgidum*;
- б) **“полоникумность”**, колосковая и цветковая чешуи пергаментно-травянистой консистенции и в среднем длиной около 30 мм;
- в) **фиолетовое зерно** – у части разновидностей *T. aethiopicum*;
- г) **“персикоидность”** (“тетраостость”) – наличие остей одновременно на колосковой и цветковой чешуях у *T. carthlicum*;
- д) **ветвистоколосость** – у части разновидностей *T. turgidum*⁴⁵;
- е) **превышающая длину колоса длина остей** у большинства разновидностей *T. durum*;
- ж) **ширина двурядной стороны колоса, превышающая однорядную** у *T. dicoccum*.

Большинство этих морфологических таксономически значимых (видообразующих) признаков не являются характерными для тетраплоидных видов секции *Timopheevii*.

Больше ни у одного вида подтрибы *Fruentaceae* не встречается признак “наличие в каждом колоске четырех (двух экстр) колосковых чешуй” (двух справа и двух слева), кроме как у *T. turgidum* ssp. *jakubzineri*.

Твердая пшеница или *T. dicoccum* впервые упоминаются в Египте. На основании этого и ряда других факторов Н.И. Вавилов [1987] и А.А. Орлов [1922, 1923] считали Африку центром происхождения тетраплоидных пшениц. *T. aethiopicum* был ключевым видом “разрушившим” убеждение о единстве центров происхождения и центров разнообразия. Отсутствие не только каких-либо диких злаков подтрибы *Fruentaceae*, но даже и их следов в Абиссинии, где в то же время обнаружено наибольшее разнообразие культурных тетраплоидных пшениц, похоронило идею об их единстве. И хотя эфиопские пшеницы сохранили свой “облик” со времени неолита, следует заметить, что до сих пор таксономия эндемичных подвидов тетраплоидных пшениц Абиссинии твердо не установлена ввиду того, что многие разновидности расщепляются, а многие утратили аутентичность и даже всхожесть [Жуковский П.М., 1985а]. В то же время, как показано нами в разд. 3.3.1, *T. aethiopicum* является единственным видом тетраплоидных пшениц, для которого характерен тип остистости как у мягкой пшеницы. И этот вид, как и *Ae. speltooides*, имеет рецессивный ген, контро-

⁴⁵ У гексаплоидного вида *T. vavilovii* иной тип ветвления, контролируемый неаллельным геном V.

лирующий безостость (см. разд. 3.1, табл. 3.19). Исходя из этого мы полагаем, что он незаслуженно обойден вниманием исследователей, так как у него кроме фиолетового цвета зерна есть много других интересных, с точки зрения филогении, признаков.

В отличие от дикорастущих видов у возделываемых эволюция является адаптивной. Однако неясно, было ли их одомашнивание адаптивным? В этом случае особый интерес исследователей вызывают два блока вопросов: 1) направление доместикиции наиболее рано включенных в культивирование видов пшениц; 2) последовательность и порядок происхождения (появления в культуре) гексаплоидных видов пшениц.

“Ключевые” гены, контролирующие вовлеченные в доместикицию признаки пшениц и их использование в таксономии. Некоторые авторы считают, что при доместикиции в процесс отбора был одновременно включен целый комплекс хозяйственно важных признаков. Среди них – неломкость колоса, крупнозерность, высокое отношение крахмала к отрубям и другие физиологические изменения, ведущие к увеличению урожайности с единицы площади и возрастанию продуктивности одного растения. Чуть позже к вышеперечисленным признакам добавились чувствительность к длине дня (фотопериоду) и еще позже – высокие хлебопекарные качества. Однако такая селекция – это уже использование разных стратегий отбора и предмет другого исследования.

На основании изучения “одревесневающей” (tenacious) чешуи 6х-синтетиков tetraCanthatch на *Ae. squarrosa* E.R. Kerber, G.G. Rowland [1974] сделали заключение, что первичной была гексаплоидная пшеница с “одревесневающей” чешуей, которая только у гексаплоидных пшениц мутировала “в легкий обмолот”. Заметим, что все азиатские спельты, кроме таковых из Азербайджана, имеют грубый (ригидный) колос, и по этому признаку могут считаться более древними. По результатам изучения полиморфизма по дифференциальной окраске хромосом (С-исчерченности) делают вывод, что *T. spelta* является более древним видом, чем *T. aestivum* [Бадаева Е.Д., 2000; Дедкова О.С. и др., 2004]. С этими выводами, как мы уже неоднократно отмечали, не согласуются археологические данные (см. табл. 3.7). Использование двух генов, кодирующих γ -глиадины, показало наличие аллелей *T. spelta* у китайской мягкой пшеницы Chinese Spring. Все изученные европейские сорта мягкой пшеницы отличались от них [von Bären M. et al., 2000]. Азиатские и европейские образцы спельты отличаются по частотам доминантных генов *Ne1* и *Ne2* [Tsunewaki K., Nakai Y., 1973].

К началу 2 тыс. до н. э. земледельческие народы завершили доместикицию всех основных злаковых культур – пшеницы, ячменя, риса и кукурузы. Сценарий доместикиции пшениц представляется довольно простым: на ее первых этапах человек не создавал новых форм, а отбирал представленные природой полезные ему варианты, так как на ранних стадиях доместикиции сам еще не был способен целенаправленно создавать селекционный материал для последующей селекции культивируемых им растений [Гончаров Н.П. и др., 2007а]. Ответ на вопрос, какие характерные

Таблица 4.13

**Важнейшие признаки “доместикации” у пшениц,
контролируемые олигогенно**

Признак, ген	Вид пшениц	Источник
Компактность колоса, <i>C</i> То же, <i>C2</i>	Пшеница карликовая Пшеница индийская карликовая	H. Nilsson-Ehle [1911] Н.П. Гончаров, Р.Ф. Гайдалё- нок [2005]
Округлозерность, <i>s</i>	Пшеница округлозерная	E.R. Sears [1947]
Голозерность, <i>q*</i>	Пшеницы голозерные	J.D. Faris, B.S. Gill [2002]
Ломкоколосость, <i>Q*</i>	Пшеницы пленчатые	B. Kajanus [1923]
Твердозерность, <i>Ha</i>	Пшеница мягкая	K.J. Symes [1965]
Чувствительность к фотопериоду, <i>Ppd1-Ppd3</i>	То же	Н.П. Гончаров [1987]
Яровость–озимость, <i>Vrn-A1–Vrn-D1*</i> , <i>Vrn-D4*</i>	»	A.T. Pugsley [1971, 1972]

* Дано современное обозначение символов генов.

признаки имели доместичированные виды пшениц, очевиден (табл. 4.13). Данные признаки были одними из решающих при доместикации большинства злаков, в том числе и пшениц⁴⁶. Очевидно, что многие характерные для культурных видов различия появились в результате интенсивной селекции, следовательно, ключевые генетические изменения, связанные с характером контроля этих признаков, могут быть легко обнаружены. Представляет интерес изучение не только характера их генетического контроля. Принимая во внимание накопленные современной биологией факты, трудно представить, что хотя бы один из хозяйственно важных признаков возделываемых видов пшениц мог контролироваться одним геном. Несомненно, что на реализацию таких признаков и(или) их выраженности работает значительная часть генома всего растения. Появление форм растений с мутациями в нескольких генах одновременно – событие крайне маловероятное, поэтому для древнего земледельца, имевшего дело с незначительными объемами культивируемого материала, шансы получить такую форму были ничтожны. В то же время хорошо известно, что основные признаки, по которым шла доместикация растений, контролируются олигогенно [Ladizinsky G., 1985; Frary A., Dopanlar S., 2003]. Молекулярно-генетические исследования показали, что регуляторы транскрипции действуют как переключатели между дискретными программами развития [Wang R.L. et al., 1999; Yan L. et al., 2003; Simons K.J. et al., 2006] и яв-

⁴⁶ Другие, например A.H. Paterson et al. [1995], показали, что у таких сравнительно далеких друг от друга злаковых растений, как рис, сорго и кукуруза, мутации, обуславливающие изменение дикого фенотипа в культурный, происходят в гомологичных локусах, и эти изменения характеризуются параллелизмом – “конвергентны”. В то же время N.F. Weeden [2007] считает, что при наличии общего вектора при доместикации бобовых гены, контролирующие данные признаки, у разных культур разные (негомологичные).

ляются главной причиной морфологических изменений у растений в ходе их эволюции [Theissen G. et al., 2000; Kellogg E.A., 2004]. Это подтверждает точку зрения, согласно которой морфологические изменения у domesticiрованных видов растений возникают в результате изменений регуляторных генов или в их кодирующих районах. Реже происходят значительные геномные реорганизации [Chantret N. et al., 2005]. Таким образом, для разрешения старой проблемы “внезапного” появления специфических признаков при доместикации растений исследователи получают возможность использовать новые экспериментальные подходы. В последнее время они заняты поиском генов, “включенных” в неолитическую революцию [Doebley J. et al., 2006].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ К ГЛАВЕ 4.

ПРЕЕМСТВЕННОСТЬ КЛАССИФИКАЦИЙ И СОХРАНЕНИЕ ГЕНОФОНДОВ

Как мы отмечали выше (см. разд. 4.4), попытки кардинальной ревизии рода *Triticum* предпринимались неоднократно [Моррис Р., Сирс Э.Р., 1970; Godron D.A., 1845; Ascherson P., Graebner P., 1892–1902; Bowden W.M., 1959]. Однако эти ревизии не нашли поддержки у большинства современных систематиков [Дорофеев В.Ф. и др., 1979; Gupta P.K., 1997; Miller T.E., 1987]. Также не нашла поддержки идея о том, что если два из трех геномов гексаплоидной пшеницы происходят из рода эгилопс, то они должны быть объединены в один род [Моррис Р., Сирс Э.Р., 1970; Bowden W.M., 1959]. Она оказалась не дальновидной и в стратегическом плане. Если следовать логике этих авторов, то в настоящее время необходимо включать в один род с пшеницей и рожь (*Triticale*), и ячмень (*Tritordeum*), и гайнальдию (син. дасипирум) (*Haynaticum*), и ряд других родов злаков, виды которых дали фертильные межродовые гибриды с пшеницей. Более того, как справедливо отмечал П.А. Гандилян [1980], все цитогенетические и генетическая системы рода *Triticum* (см., например, J. MacKey [1966, 1968, 1975, 2005]) не доработаны в деталях. В них не отражен полностью известный тритикологам даже на время создания рассматриваемых классификаций полиморфизм рода, не акцентировано наличие двух эволюционных линий пшениц Emmer и Timopheevii, и, следовательно, не отражено их дифилетическое происхождение. Еще один их недостаток состоит в том, что в них генетический критерий вида не сочетается со сравнительно-морфологическим [Жуковский П.М., 1967]. Кроме того, ревизия R. Morris, E.R. Sears [Morris R., Sears E.R., 1967; Моррис Р., Сирс Э.Р., 1970; Kimber G., Sears E.R., 1987] выполнена не очень корректно (авторы использовали ряд нелегитимных видовых названий). Проблемы этих классификаций также связаны с установлением границ видов, подвидов и разновидностей. В настоящее время более популярными являются сравнительно-морфологические системы рода. Во многих из них никогда не смешиваются признаки “видовые” с “разновидностными” (см., например, В.Ф. Дорофеев и др. [1979], N.P. Goncharov [2005]). Исходя из этого, обеспечивается преемственность между “старыми” и “новыми” системами рода

Triticum: ранее выделенные разновидности имеют соответствующие им места и, следовательно, будут сохранены в новых классификациях. Последнее же важно для сохранения биоразнообразия рода в генбанках. Генетическая классификация J. MacKey [1966, 1968, 1975, 1989, 2005] не является органичным продолжением существующих систем рода. Она представляет собой гибрид системы W.M. Bowden [1959] с неким объемом информации о генетическом контроле морфологических признаков, на которых базируются все системы рода. До него только вид *T. zhukovskyi* был выделен на основе подсчета числа хромосом и определения геномной формулы [Менабде В.Л., Ерицян А.А., 1960].

Проведенное нами сравнительно-генетическое и молекулярно-биологическое изучение рода *Triticum* показало, что в настоящее время мы имеем удачную модельную систему как для изучения собственно генетики признаков, генных взаимодействий на всех уровнях пloidности рода, так и для проведения филогенетических исследований и построения естественной системы рода *Triticum*. В последнем случае, как справедливо считал С.А. Невский [1941], только экспериментальная работа по изучению дикорастущих сородичей позволит привлечь для классификации новые, трудно поддающиеся изучению в естественных условиях данные.

В настоящее время очевидно, что выполненное А. Schulz [1913] деление видов, входящих в род *Triticum*, на три группы: однозернянки, полбы и спельты, является наиболее удачным из всех предложенных ранее и предлагаемых до настоящего времени. Несколько позже Т. Sakamura [1918], N. Sax [1922] и А.Г. Николаева [1922/1923] обнаружили, что основным числом в роде является $x = 7$: однозернянки имеют в соматических клетках 14 хромосом, пшеницы группы полбы – 28, спельты – 42 хромосомы, и тем самым заложили очень прочный фундамент под такую группировку видов пшениц. В 1928 г. К.А. Фляксбергер ввел в систематику пшениц предложенное А. Schulz [1913] и подкрепленное цитологическими исследованиями деление рода *Triticum* на ряды в виде трех групп – ди-, тетра- и гексаплоиды. Относительно филогении пшениц высказывались и высказываются различные, часто противоположные суждения [Вавилов Н.И., 1935; Фляксбергер К.А., 1938; Удачин Р.А., 1991; Feldman M., 2001; Goncharov N.P., 2011; и др.]. Поиски донора генома А были завершены с обнаружением на территории Армении дикой однозернянки *T. urartu*, которую в 1970 г. G. Mandy предложил на роль донора генома А полиплоидных пшениц эволюционной линии Emmer. В.Ф. Дорофеевым с сотр. [1979] пшеницы были разделены на два подрода, виды которых отличались по геному А – A^a (донор генома *T. urartu*) и A^b (донор генома *T. boeoticum* – пшеница беотийская, дикая форма – предок культурной однозернянки *T. monococcum*) и частично по второму геному. Вторым геном у одних полиплоидных видов был обозначен В, у других – G (см. рис. 4.42). Наиболее вероятными донорами этих геномов послужили разные расы эгилопса *Ae. speltoides* или какие-то не сохранившиеся в настоящее время родственные ему виды эгилопсов. Путем ресинтеза искусственного аллогексаплоида E.S. McFadden, E.R. Sears [1946] экспериментально показали, что доно-

ром генома D является вид *Ae. squarrosa* (syn. *Ae. tauschii*), точнее, его подвид *strangulata*, объединившийся в результате амфилоидии с тетраплоидной пшеницей, имевшей геном ВВA^uA^u (см. рис. 3.1). Установлено, что гексаплоидные виды имеют по два общих генома (A^u и В) с тетраплоидными видами и еще один, отличный от них, геном D (от немец. Dinkel – спельта). Значит, и спельта, и мягкая пшеница имеют геномную формулу ВВA^uA^uDD. Единственный гексаплоидный вид секции *Timopheevii* *T. zhukovskyi* имеет геном GGA^uA^uA^mA^m, т. е. он произошел в результате добавления к *T. timopheevii* еще одного генома однозернянки (см. рис. 4.42).

Несмотря на достижения последних лет, схема происхождения полиплоидных видов пшениц имеет ряд темных мест: неизвестен тетраплоидный вид пшениц, послуживший материнской формой для первичного аллогексаплоида, отсутствует ясность со временем происхождения тех или иных видов тетра- и гексаплоидных пшениц. Предпринятая нами попытка использования искусственно созданных амфилоидов для решения филогенетических вопросов кажется удачной, так как позволила рассмотреть проявление маркерных признаков в результате амфилоидизации [Гончаров Н.П., 2002]. Результаты изучения типа остистости показали, что амфилоиды *T. carthlicum* × *Ae. squarrosa* и *T. dicoccum* × *Ae. squarrosa* имеют иной тип остистости (см. рис. 3.29, 3.30), чем мягкая пшеница. У первого ости обнаружены и на колосковой, и на цветковой чешуе, у второго – одна ость на колосок. Заключение Y. Matsuoka, S. Nasuda [2004] о возможности участия *T. durum* в качестве родительской формы для гексаплоидных пшениц неоднозначно. При использовании твердой пшеницы для создания гексаплоидного амфилоида его тип остистости похож на таковой твердой пшеницы (см. рис. 3.31). Кроме того, вид *T. durum* молод (ему около 5 тыс. лет), и он, следовательно, не мог участвовать в происхождении мягкой пшеницы, возделывавшейся к этому времени уже около двух тысячелетий [Zohary D., Hopf M., 2000]. Традиционные методы систематики, основанные на выявлении сходства между организмами, определении гомологичности их признаков и общности происхождения, также подтверждают неучастие *T. durum* в становлении голозерных гексаплоидных пшениц. Еще W.P. Tompson [1925] заметил очень интересную закономерность, что ряд признаков, как то “полая соломина”, “хохолок зерна”, “короткая чешуя”, имеющих у *T. monoccum*, отсутствуют у *T. durum* и затем снова появляются у *T. aestivum*. Такая выраженность признаков может свидетельствовать о неучастии *T. durum* в происхождении мягкой пшеницы.

Амфилоид *T. dicoccoides* × *Ae. squarrosa* отличается и от *T. spelta* (см. рис. 3.32), и от *T. aestivum* формой чешуи (в данном случае для нас не важна первичность–вторичность происхождения пленчатого или голозерного первичного гексаплоида). Сомнительно участие *T. dicoccoides* в становлении гексаплоидных видов пшениц и по результатам исследования его кариотипов: согласно данным Е.Д. Бадаевой [2000], вид несет целый ряд перестроек, не характерных для других видов пшениц (исключение составляет *T. dicoccum*).

В 1935 г. К.А. Фляксбергером [1935] была опубликована система рода *Triticum*, включающая 15 видов. Во 2-м издании “Культурной флоры” приведено 27 видов [Дорофеев В.Ф. и др., 1979]. Два подвида *T. aestivum* var. *tibetanum* и var. *yunnanense*, обнаруженные в Китае, в нее не входят. В настоящем исследовании их систематический ранг и видовая принадлежность были уточнены. Во временном промежутке между двумя мировыми системами [Фляксбергер К.А., 1935; Дорофеев В.Ф. и др., 1979] опубликованы три кардинальные ревизии рода *Triticum*, выполненные W.M. Bowden [1959], A. Löve [1984] и Дж. Мак Кей [1989; MacKey J., 2005]. С объединением родов *Aegilops* и *Triticum* W.M. Bowden [1959] создал, по мнению Дж. Мак Кея [1989], таксономический тупик, а A. Löve [1984] размыл границу между видом и родом, выделив в отдельные роды виды пшениц и эгилопсов по наличию у них различий по геномам у диплоидов или в их комбинациях у аллополиплоидов. Род *Aegilops* им разбивается на 13 родов, а род *Triticum* на три – *Crihordium* Link (геном AA), *Gigachilon* Seidl (геном BBAA) и *Triticum* L. (геном BBAAADD). При этом у пшениц им не выделяются G-геномные виды [Löve A., 1984].

Система рода *Triticum* J. MacKey [2005], содержащая на сегодняшний момент только семь видов пшениц, также не решает всех вопросов, а еще более запутывает существо проблемы. В его системе нет места многочисленным подвидам, описанным исходя из вполне веских, даже с точки зрения классической систематики видов, аргументов (см. например, работы К.А. Фляксбергера [1935], А.А. Гроссгейм [1939], С.Н. Кудряшева [1942], S.B. King [1959] или Q. Shao et al. [1980]). Сведение же подвидов к расам, которые являются конечным носителем генотипа внутри полиморфного вида, и другим систематическим категориям, кроме потери части информации ни к чему не приводит. В зависимости от уменьшения или увеличения дробления того или иного рода на виды, уровень рас будет различен (сравни J. MacKey [2005] и В.Ф. Дорофеев и др. [1979]). Нельзя согласиться с Дж. Мак Кеем [1989], считающим, что выделение В.Ф. Дорофеевым и с сотр. [1979] 1031-й разновидности (var.) “многовато” и что предлагаемая ими “система пригодна для ботанических садов и генных банков, но имеет незначительное отношение к филогенетическим, географическим, экологическим и агрономическим связям. Эта система слишком жестка для широкого использования, и избранные таксономические маркеры не соответствуют современным способам идентификации сортов” [Мак Кей Дж., 1989, с. 180]. Хотя, вероятно, и такого дробления часто недостаточно для адекватного описания внутривидового разнообразия возделываемых пшениц, и требуется, как это делал К.А. Фляксбергер [1935], использование кроме категорий species, subspecies, varietas и таких нелегитимных таксономических рангов, как proles, subproles, grex и forma. Некоторые современные зарубежные тритикологи, в том числе M.W. van Slageren [1990], не принимают такого дробного деления видов пшениц. В результате этого в ряде зарубежных генбанков, использующих ревизию системы Дж. Мак Кея [1989], выполненную M.W. van Slageren [1990], коллекции пшениц находятся в ужасном состоянии (табл. 4.14), т. е. дан-

Таблица 4.14

Результаты изучения коллекции местных форм тетраплоидных (*T. turgidum*) из генбанка стран WANA (ICARDA) (г. Гифу, 2000 г.) и гексаплоидных пшениц (*T. aestivum*) из коллекции Узбекского института растениеводства (г. Ташкент, 2006 г.)

Вид	Число просмотренных образцов	Из них число неаутентичных образцов	Процент “несоответствия”
<i>T. turgidum</i>	576	44*	7,64
<i>T. aestivum</i>	1189	59**	4,96

* Из 44 образцов у двух с длинной колосковой чешуей принадлежность к гексаплоидным видам определена путем подсчета числа хромосом.

** Несоответствие указанным разновидностям, при этом еще в 55 образцах популяциях утеряна одна или несколько разновидностей.

ные системы вместо упорядочения разнообразия увеличивают хаос (“Ариаднина нить ботаники есть система (155), без нее наука о растениях – хаос” [Линней К., 1989, с. 93]).

Видим, что если к проценту несоответствия образцов в генбанке Узбекского НИИ растениеводства, в котором за аутентичностью не следили (сотрудники пересевали материал, полученный из других учреждений), добавить поцент образцов-популяций, в которых произошла утрата ряда разновидностей, то суммарный процент составит 9,59 %, что в общем почти не отличается от такового в генбанке стран WANA (ICARDA), использующем “усеченную” классификацию M.W. van Slageren [1990]. Причем в первом случае нами определялась только видовая принадлежность, так как в генбанке стран WANA отсутствует детальная информация в паспортах образцов, тогда как во втором – разновидности.

L.A. Morrison [2001], также как и мы, считает, что геномная классификация, когда за названием *T. turgidum* “скрываются” два диких и десятков культурных видов тетраплоидных пшениц, неудобна для поддержания коллекций в генбанках. Таким образом, как справедливо замечал А.Л. Тахтаджян [1966]: “Чем информативнее данная система классификации, тем полезнее она в научном и практическом отношениях” (с. 38).

Считается, что первая удачная попытка “естественной” классификации мягкой пшеницы сделана К.А. Фляксбергером [1915], разделившим род *Triticum* на шесть типов по комплексу морфологических признаков с учетом их географической приуроченности. Систему деления (на две группы и 11 рас) дал J. Percival [1921].

В настоящее время очевидно, что внутривидовая система такого важного в сельскохозяйственном отношении вида, каковым является *T. aestivum*, нестабильна и изменяется во времени (сравни В.Ф. Дорофеев и др. [1979] и “Определитель...” [1980]). Причем эти изменения, особенно в части переименования низших таксонов, слабо обоснованы, и не несут под собой никаких веских аргументов и не способствуют сохранению видowego и внутривидового разнообразия, т. е. биоразнообразия рода в чистоте. В то

же время основные признаки, на которых основываются внутривидовые классификации пшениц практически неизменны со времен F. Körnike [1885]⁴⁷. Их четыре:

- **остистость колоса** (безостые–остистые формы)⁴⁸;
- **опушенность колоса** (голые–опушенные);
- **окраска колоса** (черная, красная или белая);
- **окраска зерновок** (красная, фиолетовая, голубая, зеленая или белая).

Все эти четыре признака с простым генетическим контролем, поэтому позволяют эффективно делить виды любого уровня пloidности на разновидности.

Применение сравнительно-генетических и молекулярно-биологических методов в таксономических исследованиях поможет “снять” натяжки, обычные при построении генетических классификаций, когда в качестве важных аргументов филогенетической близости видов используются идентичные символы генов, хотя о генотипе того или иного из них в большинстве случаев судят только по сходству или различию их фенотипов. В то же время мы отдаем себе отчет в том, что в настоящее время таксономия большинства сельскохозяйственно важных культур, в том числе и пшениц, являет собой довольно искусственную систему, призванную в первую очередь отвечать запросам сельскохозяйственной практики и быть удобной пользователям, порой далеким от проблем ботаники и генетики.

В заключение заметим, уже в настоящее время мы обладаем в достаточном объеме сравнительно-генетической [Гончаров Н.П., 2000, 2001, 2002; Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф., 2005; Goncharov N.P., 2005; Watanabe N. et al., 2004] и молекулярно-биологической [Watanabe N. et al., 2004; Golovnina K.A. et al., 2007, 2009; Goncharov N.P. et al., 2007b, 2008; Koponov F.A. et al., 2010; Kosuge K. et al., 2008] информацией для ревизии системы рода *Triticum* и ее успешного построения на сравнительно-генетических основах. В данной главе были представлены результаты проведения ревизии системы рода *Triticum* и дана более удобная, с точки зрения автора, для использования при проведении как генетических, так и филогенетических исследований его классификация (см. табл. 4.10). Она состоит из 29 видов. Включение в нее в качестве видов всех фертильных экспериментально созданных исследователями с 1930-х гг. амфиплоидов будет способствовать их эффективному сохранению в генбанках. Они включены в новую секцию гибридогенного происхождения *Compositum* N.P. Gontsch. Кроме того, подвиды мягкой пшеницы *T. aestivum* ssp. *tibetanum* Shao и *T. aestivum* ssp. *yunnanense* King ex S.L. Chen предложено отнести в подвиды *T. spelta*. В нашей работе использована реальная сис-

⁴⁷ К.А. Фляксбергер добавил безлигульность, Н.И. Вавилов – ригидность.

⁴⁸ Н.И. Вавилов [1923] у гексаплоидов выделил еще две дополнительные группы – полуостистые и с измененными остевидными придатками (инфлятум). Первая из них не сохранилась во внутривидовых классификациях. В то время как инфлятумные формы, как показали наши исследования (см. разд. 2.1), имеют под собой генетическую основу: у азиатских форм безостость контролируются двумя генами, отсутствующими в сортименте гексаплоидных пшениц Европы.

тема записи геномных формул видов, дающая информацию о доноре цитоплазмы полиплоидных видов пшениц. Нами не включен в систему ряд видов гибридогенного происхождения, таких как *T. timococcum* Kost. – аналог естественного гексаплоидного вида *T. zhukovskyi*, *T. miguschovae* Zhir. – голозерный аналог *T. kiharae*, а также все автотетраплоиды. Считаем нецелесообразным включать в систему рода также вид *T. jakubzineri* – мутант к-11597 *T. turgidum*. Принято предложение Е.В. Зуева [1992] перевести *T. petropavlovskyi* в подвид *T. aestivum*. *T. fungicidum* переведен в подвид *T. soveticum*, а *T. militinae* – в подвид *T. timopheevii*, так как они отличаются единичными генами с простым типом контроля и не являющимися видообразующими системными (транскрипционными факторами).



Хотя в таксономии культурных растений немало небесспорных классификаций, наиболее ярким примером таковых является система рода *Triticum*. Создание естественной классификации этого рода – цель недостижимая. Тем не менее создаваемая классификация должна отвечать основному требованию – быть удобной исследователям. Причем она необходима и для сохранения генофонда рода. Ни одна коллекция мира не может существовать без хорошо и детально разработанной системы, позволяющей без дополнительной инвентаризации в процессе пересевов постоянно следить за аутентичностью находящихся в ней образцов и форм.

Идея использования генетики для развития систематики возделываемых растений [Регель Р.Э., 1915] и концепция линнеевского вида, как системы Н.И. Вавилова [1931a], несмотря на всю неоднозначность последней, сыграли положительную роль в классификации возделываемых видов растений, в том числе и одного из основных хлебных злаков Старого Света – пшеницы. Контроль видообразующих признаков малым числом регуляторных генов (транскрипционных факторов) у видов рода *Triticum* делает пшеницы удобной моделью для филогенетических исследований. Выявление гомологии генов, контролирующих таксономически значимые (классификационные) признаки, у разных таксонов растений, изучение их эволюции, выяснение характера их изменчивости и экспрессии делает их ценнейшим инструментом в молекулярно-генетических исследованиях, в выяснении вопросов филогении и эволюции.

Появление и становление в процессе доместикации возделываемых видов пшениц – одна из больших тайн природы. Для того чтобы приблизиться к ее разрешению необходимы целенаправленные многоплановые эксперименты, в том числе и в области сравнительной генетики. Выполненный параллельно на возделываемых видах пшениц и на их сородичах такой анализ позволяет не только определить происхождение тех или иных генов у первых, но и дает возможность получить ясную картину их происхождения и дифференциации на виды.

Хотелось бы надеяться, что поставленные в работе вопросы не только актуальны, но и своевременны и позволяют наметить стратегию не только сохранения мирового разнообразия пшеницы – важнейшего культурного злака планеты, но и рационального увеличения ее биоразнообразия за счет целенаправленного использования пула генов сородичей.



Абугалиева С.И. Молекулярно-генетические основы формирования продуктивности и качества зерна мягкой пшеницы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Алматы, 2010. 37 с.

Авсенин В.И., Стельмах А.Ф. Генетический контроль типа развития ярового сорта Норе // Тез. докл. конф. "Частная генетика растений" (Киев, 23–25 мая 1989 г.). Киев, 1989. Ч. 1. С. 3.

Авсенин В.И., Воронин А.Н., Стельмах А.Ф., Файт В.И. Выявление неаллельного *Vrn1-3* доминантного гена-ингибитора отзывчивости на яровизацию // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. 1988. Вып. 3 (69). С. 17–20.

Агинян А.А. О природе яровизации и изменчивости растений. Ереван: Изд-во Гл. упр. с.-х. науки, 1958. 318 с.

Адолина И.Г., Петраш Н.В., Тимонова Е.М., Христов Ю.А., Салина Е.А. Создание и изучение устойчивых к листовой ржавчине линий мягкой пшеницы с транслокациями от *Aegilops speltoides* Tausch // Генетика. 2012. Т. 48, № 4. С. 488–494.

Аладова М.П. Выщепление озимых форм при гибридизации яровых пшениц // Сб. тр. аспирантов и молодых науч. сотр. ВИР. 1960. Вып. 1 (5). С. 29–31.

Алексеев В.П. Таксономический континуум // В.П. Алексеев. Человек: эволюция и таксономия (Некоторые теоретические вопросы). М.: Наука, 1985. С. 157–178.

Алиев Э.Б. Цитогенетическое изучение фотопериодической реакции у мягкой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1982. 16 с.

Алиев Э.Б., Майстренко О.И., Мусаев А.Д. Идентификация ингибитора остистости *B1* у ярового сорта мягкой пшеницы Диамант 2 // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1982. Вып. 1. С. 39–44.

Альдеров А.А., Куркиев У.К. К генетике низкорослости диплоидной голозерной линии пшеницы // Тез. докл. на конф. по частной генетике растений. Киев, 1989. Т. 1. С. 120–121.

Андрияш Н.В. Наследование сроков колошения гибридами мягкой озимой пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1983. Вып. 134. С. 11–12.

Андрияш Н.В. Исходный материал для селекции скороспелых сортов озимой пшеницы в условиях Кубани: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1984. 19 с.

Антропов В.И., Антропова В.Ф. Рожь СССР и сопредельных стран. Прил. 36-е к Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929. С. 1–363.

Арошидзе М.А. К вопросу происхождения пшеницы *Triticum carthlicum* Nevski // Тр. Тбил. бот. ин-та. 1956. Т. 18. С. 235–250.

Бадаева Е.Д. Эволюция геномов пшениц и их дикорастущих сородичей: молекулярно-цитогенетическое исследование: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 48 с.

Балашова И.А., Файт В.И., Сиволап Ю.М. Использование ISSR- и SSR-полимеразной цепной реакции для создания ДНК-маркеров к генам *Ppd* // Биополимеры и клетка. 2003. Т. 19, № 3. С. 257–261.

Балашова И.А., Сиволап Ю.М., Файт В.И., Стельмах А.Ф. Использование RAPD-метода для создания ДНК-маркеров к генам *Vrn* // Цитология и генетика. 2001. № 2. С. 49–53.

Балашова И.А., Бальвинская М.С., Файт В.И., Галаева М.В., Сиволап Ю.М. Использование ПЦР-анализа для маркирования генов семейства СВФ, контролирующих низкотемпературную акклиматизацию у ячменя и мягкой пшеницы // Biopolymers and Cell. 2008. Т. 24, № 2. С. 129–134.

Бараш С.И. Ареал и сортовой потенциал местных пшениц европейской России // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1971. Т. 46, вып. 1. С. 106–121.

Барашкова Э.А., Белякова Е.М., Мережко А.Ф., Мигушова Э.Ф. Зимостойкость сородичей пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1978. Вып. 84. С. 58–62.

Барулина Е. Сравнительно-генетическое изучение видов *Triticum*. I. Генетика признака *ligula* у разнохромосомных видов пшениц: *T. vulgare* Vill., *T. compactum* Host, *T. durum* Desf. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1937. Сер. I, № 5. С. 127–166.

Баталин А.Ф. Русские сорта полб. СПб., 1885. 8 с.

Баур Э. Введение в экспериментальное изучение наследственности. Юрьев: Тип. Маттисена, 1913. 242 с. (Прил. 8-е к Тр. Бюро по прикл. ботанике).

Бахтеев Ф.Х. Проблемы экологии, филогении и селекции ячменей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 218 с.

Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: KMK Scientific Press Ltd., 1994. 251 с.

Беляев А.А. Роль мобильных элементов в микроэволюционных процессах у растений на примере *Aegilops speltoides* (*Triticeae*, *Poaceae*). Молекулярно-цитогенетический и молекулярно-генетический анализ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2009. 28 с.

Беляев Д.К. Генетические аспекты domestikации животных // Проблемы domestikации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39–45.

Бензин В. Из Туркестанской поездки // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1913. Т. 6. С. 457–490.

Бензин В. Из Туркестанской поездки // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1914. Т. 7. С. 465–468.

Беридзе Р.К., Горгидзе А.Д. Об экспериментальном получении компонента популяции Зандури – *Triticum timopheevi* Zhuk. // Генетика. 1970. Т. 6, № 12. С. 5–12.

Берлянд-Кожевников В.М., Дорофеев В.Ф. О виде и филогенетических отношениях в роде *Triticum* L. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1976. Т. 58, № 2. С. 3–18.

Беспалова Л.А., Кошкин В.А., Потоккина Е.К., Матвиенко И.И., Митрофанова О.П., Гуенкова Е.А., Филобок В.А. Фотопериодическая чувствительность и молекулярное маркирование генов *Ppd* и *Vrn* в связи с селекцией сортов пшеницы альтернативного образа жизни // Докл. РАСХН. 2010. № 6. С. 3–6.

Бобров Е.Г. Карл Линней (1707–1778). Л.: Наука, 1970. 287 с.

Богуславский Р.Л. Новая ботаническая форма гексаплоидной пшеницы // Научн.-техн. бюл. ВИР. 1982. Вып. 119. С. 73–74.

Богуславский Р.Л., Голик О.В. Род *Aegilops* L. как генетический ресурс селекции. Харьков: УИР, 2004. 236 с.

Большев Л.Н., Смирнов Н.В. Доверительные пределы для отношения параметров двух распределений Пуассона // Таблицы математической статистики. М.: Наука, 1965. С. 112–114.

Боннер Д. Молекулярная биология развития. М.: Мир, 1967. 179 с.

Боркин Л.Я. Карл Линней (1707–1778) как зоолог // Прил. № 1 к Трудам ЗИН. 2009. С. 9–78.

Брежнев Д.Д. Национальный генофонд растений СССР для селекции // Итоги науки и техники. Сер. Общая генетика; Т. 1. Генетика и селекция сельскохозяйственных растений. М.: ВИНТИ, 1978. С. 5–87.

Брежнев Д.Д., Коровина О.Н. Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. Л.: Колос, 1981. 376 с.

Брежнева Т.А., Упелник В.П., Пухальский В.А. Генетический контроль компонентов гиадина у вида пшеницы *Triticum spelta* L. // Генетика. 2010. Т. 46, № 5. С. 640–644.

Будашкина Е.Б. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшеницы (*Triticum aestivum* × *Triticum dicocum*) и их селекционное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1975. 28 с.

Букасов С.М. Система видов картофеля секции *Tuberarium* (Dum.) Вук. рода *Solanum* L. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1971. Т. 46, вып. 1. С. 3–44.

Булавка Н.В. Наследование различной потребности в яровизации при скрещивании озимых сортов мягкой пшеницы // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1984. Т. 85. С. 37–42.

Булавка Н.В. Наследование длительности периода яровизации у различных сортов озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. 1989. Т. 23, № 6. С. 37–40.

Вавилов Н.И. Гибрид обыкновенной пшеницы (*Triticum vulgare* Vill.) с однозернянкой (*Triticum monosocum* L.) // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1913. Т. 6, № 1. С. 1–19.

Вавилов Н.И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Тип. Рябушинских, 1919. 240 с. (Изв. Петр. с.-х. акад., 1918; Вып. 1–4).

Вавилов Н.И. К познанию мягких пшениц (систематико-географический этюд) // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1923. Т. 13, вып. 1. С. 149–257.

Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1926. Т. 16, вып. 2. 248 с.

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931а. Т. 26, вып. 3. С. 109–134.

Вавилов Н.И. Остистость и безостость / Сост. Н.И. Вавилов, О.К. Фортунатова, М.М. Якубцинер, Е.Ф. Пальмова, Е.И. Николаенко, Е.А. Столетова, К.А. Верховская, Л.Л. Шрейбер, С.Г. Сыроватский // Пшеницы Абиссинии и их положение в общей системе пшениц (К познанию 28-хромосомной группы культурных пшениц). 1931б. С. 100–103. (Прил. 51-е к Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции).

Вавилов Н.И. Генетика на службе социалистического земледелия. М.; Л.: Сельхозгиз, 1932. 46 с.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Изд. перераб. и расшир. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935а. 56 с.

Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935б. 246 с.

Вавилов Н.И. Эндемичные пшеницы и их значение для селекции // Изв. АН СССР, сер. биол. наук. 1958. № 6. С. 740–751.

Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Избр. тр.: В 5 т. М.: Наука, 1965. Т. 5. С. 9–107.

Вавилов Н.И. Азия – источник видов // Раст. ресурсы. 1966. Т. II, вып. 4. С. 577–580.

Вавилов Н.И. О восточных центрах происхождения культурных растений // Вавилов Н.И. Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. С. 14–25.

Вавилов Н.И., Кузнецова Е.С. О генетической природе озимых и яровых растений // Изв. агр. фак. Саратов. ун-та. 1921. Вып. 1. С. 1–25.

Вавилов Н.И., Якушкина О.В. К филогенезу пшениц. Гибридологический анализ вида *Triticum persicum* Vav. и межвидовая гибридизация у пшениц // Вавилов Н.И. Теоретические основы селекции. М.: Наука, 1987. С. 409–476.

Вакар Б.А. О гибриде польской пшеницы с пшеницей однозернянкой // Тр. Белор. СХИ. 1948. Т. 13, вып. 1. С. 44–48.

Вакар Б.А. Заметка о пшенице рода *Haynaticum* Zhuk. и о течении у нее мейозиса // Зап. Свердл. отд-ния Всесоюз. бот. о-ва. 1966. Вып. 4. С. 143–146.

Вардамян М.В. Поведение хромосом в мейозе некоторых межвидовых гибридов пшеницы // Изв. с.-х. наук МСХ АрмССР. 1968. № 10. С. 105–110. (На арм. яз.)

Васильев Б.И., Каменик И.А. К генетике спельтоидов // Тр. Ин-та генетики. 1935. № 10. С. 7–17.

Васильев И.М. О стадии яровизации // Докл. АН СССР. 1940. Т. 28, № 2. С. 177–180.

Вепринцев Б.Н., Ротт Н.Н. Проблема сохранения генофонда. М.: Знание, 1985. 64 с.

Веселовский И.А., Кошелев П.П. Писарев Виктор Евграфович // Сопратники Николая Ивановича Вавилова. Исследователи генофонда растений. СПб.: ВИР, 1994. С. 452–462.

Второй список образцов семян, предоставляемых Бюро по прикладной ботанике желающим для испытания на местах // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1914. Т. 7, № 2. С. I–LVI.

Вульф Е.В., Малеева О.Ф. Мировые ресурсы полезных растений: Справ. М.: Наука, 1969. 566 с.

Габерланд Ф. Общее сельскохозяйственное растениеводство. СПб.: Изд-во А.Ф. Девриена, 1880. Т. 2. 798 с.

Гайдаленок Р.Ф. Изучение мейоза и морфологии хромосом мягкой пшеницы методом моносомного анализа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1980. 16 с.

Гайдаленок Р.Ф. Межсортовое замещение хромосом мягкой пшеницы Саратовская 29/Янетцкис Пробат и сравнительная оценка используемых методов // Характеристика генома некоторых видов сельскохозяйственных растений. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1990. С. 198–210.

Гандилян П.А. О пшенично-ржаных естественных гибридах // Сб. тр. науч. конф. молодых науч. сотр. Арм. СХИ. 1962. № 2. С. 89–96.

Гандилян П.А. К вопросу о происхождении *Triticum spelta* // Сб. науч. тр. объедин. науч. сессии закавказ. с.-х. вузов. Ереван, 1967. С. 197–208.

Гандилян П.А. К вопросу о происхождении “персидской” пшеницы – *Triticum carthlicum* Nevski (= *T. persicum* Vav. ex Zhuk. non Aitch. et Hemsl.) // Биол. журн. Армении. 1972а. Т. 15, № 10. С. 3–14.

Гандилян П.А. О дикорастущих видах *Triticum* Армянской СССР // Бот. журн. 1972б. Т. 57, № 2. С. 173–181.

Гандилян П.А. Спонтанная гибридизация, мутации и вопросы филогении пшеницы // Генетика. 1972в. Т. 8, № 8. С. 5–19.

Гандилян П.А. К вопросу о происхождении пшеницы Вавилова (*T. vavilovii* Jakubz.) – ванской пшеницы // Пшеница. 1974. Вып. 1. С. 68–74.

Гандилян П.А. Определитель пшениц, эгилопса и ячменя. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1980. 287 с.

Гандилян П.А. Новый вид тетраплоидной пшеницы – *Triticum erebuni* Gandil. // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1984. Вып. 142. С. 77–78.

Гандилян П.А. Синтез нового вида пшеницы с геномной формулой A^bA^bAABV // Биол. журн. Армении. 1990. № 2 (43). С. 154–155.

Гандилян П.А., Шакарян Ж.О., Петросян Э.А. Синтез новых эммеров (двузернянок) и тетраплоидных спельтоидов и вопросы филогении рода пшеницы // Биол. журн. Армении. 1986. Т. 39, № 1. С. 5–15.

Гашимов М.Э. Плодовитость гибридов тетраплоидных форм однозернянок с гексаплоидными пшеницами // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1997. Т. 150. С. 48–51.

Генеалогия зарубежных сортов зерновых культур из коллекции ВИР. Пшеница / Сост. К.А. Кобылянская. Л.: ВНИИР, 1986. 120 с.

Генетика ячменя // Генетика культурных растений: Зерновые культуры. Л.: Агропромиздат, 1986. С. 213–262.

Генетические ресурсы пшеницы: Материалы междунар. симпоз. (Ленинград, 14–22 июля 1975 г.). Л.: ВНИИР, 1976. 188 с.

Генотипы образцов яровой мягкой пшеницы по генам, контролирующим тип развития // Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 427 / Сост. Б.В. Ригин, С.Н. Звейнек, Н.В. Булавка. Л.: ВНИИР, 1985. 38 с.

Гентнер В.Г. Проблема вида в современной зоологии (Вступительная статья) // Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд-во иностр. лит., 1947. С. 5–22.

Гиляров А.М. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Усп. соврем. биологии. 1996. Т. 116, вып. 4. С. 493–506.

Гиляров А.М. Неотвратимые угрозы биологическому разнообразию // Природа. 2011. № 9. С. 3–12.

Головнина К.А., Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Блинов А.Г. Филогения А геномов диких и возделываемых видов пшениц // Генетика. 2009. Т. 45, № 11. С. 1540–1547.

Головнина К.А., Сормачева И.Д., Блинов А.Г., Кондратенко Е.Я., Ватанабе Н., Гончаров Н.П. Молекулярно-генетическое изучение признаков, включенных в доместикацию у ди-, тетра- и гексаплоидных пшениц // Биологическое разнообразие: Генофонды и генетическое разнообразие. М.: ИОГен, 2011. С. 126–129.

Голубовский М.Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб.: Борея Арт, 2000. 262 с.

Гончаров Н.П. Генетический контроль опушения узлов стебля у некоторых сортов и гибридов мягкой пшеницы // Студент и науч.-техн. прогресс: Материалы XIX ВНСК. Биология. Новосибирск, 1981. С. 10–14.

Гончаров Н.П. К вопросу создания каталога хромосомной локализации генов у отечественных сортов мягкой пшеницы // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1985а. № 3. С. 21–29.

Гончаров Н.П. Наследование реакции на длину дня при скрещивании сортов мягкой пшеницы Cheyenne и Sonora 63 // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1985б. Вып. 155. С. 6–8.

Гончаров Н.П. Генетический контроль фотопериодической реакции у мягкой пшеницы // С.-х. биология. 1986а. № 11. С. 84–90.

Гончаров Н.П. Генетический контроль фотопериодической реакции у мягкой пшеницы в связи с селекцией на скороспелость: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986б. 190 с.

Гончаров Н.П. Генетический контроль фотопериодической чувствительности у мягкой пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1987. Вып. 174. С. 7–11.

Гончаров Н.П. Локализация генов у мягкой пшеницы. Новосибирск: ИГиГ СО РАН, 1992. 150 с.

Гончаров Н.П. Генетические коллекции пшеницы: длина вегетационного периода // Генетические коллекции растений. Новосибирск: ИГиГ СО РАН, 1993. Вып. 1. С. 54–81.

Гончаров Н.П. Локализация гена, контролирующего отсутствие воскового налета на вегетативных органах у тетраплоидных пшениц // Генетика. 1994. Т. 30, № 11. С. 1482–1483.

Гончаров Н.П. Сравнительно-генетическое изучение тетраплоидных форм мягкой пшеницы без генома D // Генетика. 1997. Т. 33, № 5. С. 660–663.

Гончаров Н.П. Создание, поддержание и использование генетических коллекций тетраплоидных видов пшениц // Генофонд с.-х. культур для селекции устойчивых сортов: Сб. науч. тр. / СО РАСХН. Новосибирск, 1999. С. 31–33.

Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2002. 251 с.

Гончаров Н.П. Пути расширения биоразнообразия пшениц и сохранение вторичного генофонда // Материалы междунар. конф. “Биологические основы селекции и генофонда растений” (Алматы, 3–4 нояб. 2005 г.). Алматы, 2005. С. 52–55.

Гончаров Н.П. К юбилеям заведующих Бюро по прикладной ботанике: А.Ф. Баталина, И.П. Бородина, Р.Э. Регеля // Информ. вестн. ВОГиС. 2007а. Т. 11, № 2. С. 445–461.

Гончаров Н.П. Проблема вида и классификаций у культурных растений: от Н.И. Вавилова до наших дней // Изв. ТСХА. 2007б. № 5. С. 90–98.

Гончаров Н.П. Центры происхождения культурных растений // Информ. вестн. ВОГиС. 2007в. Т. 11, № 3/4. С. 561–574.

Гончаров Н.П. Роберт Эдуардович Регель // Первые заведующие Бюро по прикладной ботанике и организаторы Госсортсети. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”, 2009. С. 40–69.

Гончаров Н.П., Агаджанов А.А. Реакция изогенных и замещенных линий пшеницы на фотопериод и яровизацию при выращивании на естественном коротком дне // Изогенные линии и генетические коллекции: Материалы 2-го Всерос. совещ. Новосибирск, 1993. С. 157–159.

Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф. Роль хромосом 7-й гомеологической группы пшеницы в контроле типа развития // Генетика. 1994. Т. 30, № 9. С. 1234–1237.

Гончаров Н.П., Гайдаленок Р.Ф. Локализация генов, контролирующих округлозерность и компактную форму колоса у *Triticum antiquorum* Heer ex Udacz. // Генетика. 2005. Т. 41, № 11. С. 1531–1537.

Гончаров Н.П., Гончаров П.Л. Методические основы селекции растений. Изд. 2-е, испр. и доп. Новосибирск: Акад. изд-во "Гео", 2009. 427 с.

Гончаров Н.П., Ефимов В.М. Главные компоненты признака "продолжительность периода всходы-колошение" мягкой пшеницы // Характеристика генома некоторых видов сельскохозяйственных растений. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1990. С. 75–86.

Гончаров Н.П., Ефимов В.М. Локализация генов, детерминирующих количественные признаки у пшеницы (с дополнением к "Каталогу хромосомной локализации генов у отечественных сортов пшеницы") // Генетика. 2003. Т. 39, № 11. С. 1474–1483.

Гончаров Н.П., Коваль С.Ф. Генетика изогенных линий яровой мягкой пшеницы Новосибирская 67. Сообщ. 1. Изучение изогенной линии АНК-18 по типу развития // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1989. Вып. 1. С. 3–6.

Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Скрещиваемость диплоидных пшениц // Задачи селекции и пути их решения в Сибири: Докл. и сообщ. генетико-селекц. школы (Новосибирск, 19–23 апр. 1999 г.). Новосибирск, 2000. С. 64–68.

Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Происхождение, доместикация и эволюция пшениц // Информ. вестн. ВОГиС. 2008. Т. 12, № 1/2. С. 159–179.

Гончаров Н.П., Коновалов А.А. Наследование глюкозофосфатизомеразы, остистости, опушения колоса и типа развития у *Aegilops speltoides* и *Aegilops aucheri* // Генетика. 1996. Т. 32, № 5. С. 656–662.

Гончаров Н.П., Митрофанова О.П. Изучение совместного наследования чувствительности к фотопериоду с фенольной реакцией зерновки и наличием антоциана на ушках листового влагалища // Частная генетика с.-х. растений. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1989. С. 27–37.

Гончаров Н.П., Ригин Б.В. К вопросу о числе доминантных генов *Vrn*, определяющих яровой тип развития // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1989. Т. 128. С. 71–74.

Гончаров Н.П., Чикида Н.Н. Генетика типа развития у *Aegilops squarrosa* L. // Генетика. 1995. Т. 31, № 3. С. 396–399.

Гончаров Н.П., Шитова И.П. Наследование типа развития у стародавних и местных сортов гексаплоидных пшениц // Генетика. 1999. Т. 35, № 4. С. 467–473.

Гончаров Н.П., Шумный В.К. От сохранения генетических коллекций к национальной системе хранения в вечной мерзлоте // Инф. вестн. ВОГиС. 2008. Т. 12, № 4. С. 509–523.

Гончаров Н.П., Коновалов А.А., Гайдаленок Р.Ф., Горячкова Т.Н., Цевелева О.Н., Христов Ю.А. Генетическое картирование короткого плеча хромосомы 1В сорта мягкой пшеницы Salmon // Генетика. 1997. Т. 33, № 4. С. 475–481.

Гончаров Н.П., Серый А.П., Коваль С.Ф. Локализация гена-ингибитора воска у изогенной линии АНК-26А // Генетика. 1998. Т. 34, № 1. С. 122–124.

Гончаров Н.П., Митина Р.Л., Анфилова Н.А. Наследование безостости у тетраплоидных видов пшениц // Генетика. 2003. Т. 39, № 4. С. 565–569.

Гончаров Н.П., Глушков С.А., Шумный В.К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журн. общ. биологии. 2007а. Т. 68, № 2. С. 125–147.

Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Банникова С.В., Коновалов А.А., Головина К.А. Сравнительно-генетический анализ голозерной диплоидной пшеницы *Triticum sinskajae* и ее исходной формы *T. monococcum* // Генетика. 2007б. Т. 43, № 11. С. 1491–1500.

Горский А.М. Экспедиция в Китайскую Народную Республику (пров. Синьцзян) // Бюл. ВИР. 1958. № 5. С. 49–57.

Государственный реестр селекционных достижений. Т. 1. Сорта растений. М.: МСХ РФ, 2006. 184 с.

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.

Гребинский С.О. Биохимия растений. Минск: Вышэйш. шк., 1975. 280 с.

Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Изд. 2-е. Баку: Изд-во Азерб. фил. АН СССР, 1939. Т. I. 402 с.

Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 748 с.

Грумм-Гржимайло А.Г. В поисках растительных ресурсов мира. Л.: Наука, 1986. 152 с.

Губанов И.А. Происхождение и номенклатура культурных растений // Вехов В.Н., Губанов И.А., Лебедева Г.Ф. Культурные растения СССР. М.: Мысль, 1978. С. 11–15. (Справ.-определители географа и путешественника).

Губарева Н.К., Гаврилюк И.П., Чернобурова А.Д. Определение подлинности и чистоты семян пшеницы по электрофоретическому спектру глиадина (Метод. указания и каталог сортовых формул). Л.: ВНИИР, 1975. 36 с.

Гуляева З.Б. Локализация генов, контролирующих опушение колосковых чешуй и окраску ушек листового влагалища у озимого сорта пшеницы Ульяновка // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1984. Т. 85. С. 95–96.

Гупало П.И., Скрипчинский В.В. Физиология индивидуального развития растений. М.: Колос, 1971. 224 с.

Давоян Р.О., Жиров Е.Г. Геномно-замещенная форма Авродес как источник устойчивости растений мягкой пшеницы к листовой ржавчине и мучнистой росе // С.-х. биология. 1995. № 1. С. 98–101.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора // Ч. Дарвин. Собр. соч.: В 12 т. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 253–678.

Даскалюк А.П., Лобов В.П. Регуляция экспрессии структурных генов при яровизации пшеницы // Докл. АН СССР. 1985а. Т. 283, № 2. С. 506–508.

Даскалюк А.П., Лобов В.П. Дифференциальная экспрессия структурных генов при яровизации пшеницы // С.-х. биология. 1985б. № 12. С. 43–48.

Даскалюк А.П., Остаплюк А.Н., Берник О.Н., Лобов В.П. Количественная регуляция синтеза накопления белков при яровизации пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. 1988. Т. 20, № 4. С. 344–348.

Дворцовая кухня / Авт.-сост. И.Е. Гусев. Минск: Харвест, 1998. 512 с.

Дедкова О.С., Бадаева Е.Д., Митрофанова О.П., Зеленин А.В., Пухальский А.В. Анализ внутривидовой дивергенции гексаплоидной пшеницы *Triticum spelta* L. с помощью метода дифференциального окрашивания хромосом // Генетика. 2004. Т. 40, № 10. С. 1352–1369.

Декандоль А. Местопроисхождение возделываемых растений. СПб.: Изд-во К. Риккера, 1885. 490 с.

Декапрелевич Л.Л. Роль Грузии в происхождении пшениц // Сообщ. АН ГрузССР. 1941. Т. 2, № 10. С. 913–922.

Декапрелевич Л.Л., Менабде В.Л. Пленчатые пшеницы Западной Грузии // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1932. Сер. 5. Вып. 1. С. 3–46.

Державин А.И. Дополнительные сведения о многолетней ржи *Secale kuryjanovi* и ее сельскохозяйственная ценность // Соц. растениеводство. 1935. № 14. С. 159–165.

Джалпакова К.Д., Гончаров Н.П., Берсимбаев Р.И. Генетика типа и скорости развития твердой пшеницы Казахстана и Западной Сибири // Докл. РАСХН. 1995. № 2. С. 8–10.

Джалпакова К.Д., Гончаров Н.П., Берсимбаев Р.И. Генетический контроль типа развития у сортов мягкой пшеницы Казахстана // Генетика. 1996. Т. 32, № 1. С. 73–78.

Долгушин Д.А. Мировая коллекция пшениц на фоне яровизации. М.: Сельхозгиз, 1935. 111 с.

Дорофеев В.Ф. Географическая локализация и генцентры гексаплоидных пшениц в Закавказье // Генетика. 1966а. Т. 2, № 3. С. 16–33.

Дорофеев В.Ф. Спонтанные (пшенично-ржаные) амфидиплоиды // Докл. ВАСХНИЛ. 1966б. Вып. 2. С. 21–23.

Дорофеев В.Ф. Генофонд озимых пшениц Закавказья // Генетика. 1969. Т. 5, № 11. С. 5–15.

Дорофеев В.Ф. Новые разновидности спельты (*Triticum spelta* L.) Закавказья // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1970. Т. 42, вып. 2. С. 282–297.

Дорофеев В.Ф. Пшеницы Закавказья (Ботанический состав, эволюция и роль в селекции) // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1972. Т. 47, вып. 1. С. 3–202.

Дорофеев В.Ф. Внутривидовая классификация пшеницы // Докл. ВАСХНИЛ. 1985. № 9. С. 3–5.

Дорофеев В.Ф. Значение закона гомологических рядов в наследственной изменчивости для современной интродукции и селекции // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 5–14.

Дорофеев В.Ф., Мигушова Э.Ф. Новый вид пшеницы *Triticum kiharae* Dorof. et Migusch., гомолог спельты // Бюл. ВИР. 1977. Вып. 71. С. 83.

Дорофеев В.Ф., Мигушова Э.Ф. Новое в систематике пшениц // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 62, вып. 2. С. 151.

Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А. Новая внутривидовая классификация пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* L.) // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1981. Вып. 106. С. 40–45.

Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф., Удачин Р.А., Якубцинер М.М. Пшеница. Л.: Колос, 1979. 348 с. (Культурная флора. Т. 1).

Дорофеев В.Ф., Бараш С.И., Филатенко А.А. Староместные сорта яровой пшеницы Европейской России и Кавказа // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1983. Вып. 129. С. 60–64.

Драгович А.Ю. Закономерности формирования биоразнообразия вида мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. по генам запасных белков: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2008. 39 с.

Дюр Л.С. Запасенная информационная рибонуклеиновая кислота и прорастание семян // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. С. 373–386.

Евдокимов М.Г., Юсов В.С. Роль остей в формировании продуктивности яровой твердой пшеницы в условиях Прииртышья // Сиб. вестн. с.-х. науки. 2006. № 5. С. 12–19.

Ежова Т.А., Складорова О.А. Гены, контролирующие структуру соцветия, и их возможная роль в эволюции // Онтогенез. 2001. Т. 32, № 6. С. 461–470.

Ерицяц А.А. Материалы к генетике пшеницы // Зап. науч.-прикл. отделов Тифлис. бот. сада. 1928. Вып. 6. С. 201–218.

Ерицяц А.А. Цитогенетическое исследование *Triticum timopheevii* Zhuk. // Тр. Тбил. бот. ин-та. 1942. Вып. 8. С. 210–272.

Ефремова Т.Т. Создание замещенных линий пшеницы с помощью чужеродного гена-маркера *Нr* ржи: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦИГ, 1992. 182 с.

Ефремова Т.Т., Майстренко О.И. Использование линий с межсортовым замещением хромосом при изучении аллелизма в локусе *Vrn1* мягкой пшеницы // Генетика. 1996. Т. 32, № 2. С. 259–261.

Ефремова Т.Т., Майстренко О.И., Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Попова О.М. Сравнительно-генетический анализ гексаплоидных пшениц *Triticum petropavlovskiy* Udacz. et Migusch. и *Triticum aestivum* L. // Генетика. 2000. Т. 36, № 10. С. 1362–1369.

Ефремова Т.Т., Майстренко О.И., Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Попова О.М. Сохранение генетического разнообразия анеуплоидных и замещенных линий мягкой пшеницы и их использование // Информ. вестн. ВОГиС. 2008. Т. 12, № 4. С. 662–671.

Жебрак А.Р. Получение амфидиплоидов твердой пшеницы и однозернянки // Докл. АН СССР. 1939а. Т. 25, № 1. С. 54–56.

Жебрак А.Р. Экспериментальное получение амфидиплоидов *T. durum* × *T. timopheevii* // Докл. АН СССР. 1939б. Т. 25, № 1. С. 57–80.

Жебрак А.Р. Синтез новых видов пшениц. М.: Сельхозгиз, 1944. 61 с.

Жебрак А.Р. Полиплоидные виды пшениц. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 125 с.

Жиров Е.Г. Геномы пшеницы: исследования и перестройка: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев: ИФРиГ АН УССР, 1989. 32 с.

Жиров Е.Г., Бессараб К.С. Использование анеуплоидов в цитогенетических исследованиях мягкой пшеницы // Селекция и генетика пшеницы: Сб. науч. тр. КНИИСХ. Краснодар, 1982. С. 160–184.

Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Геномная инженерия у пшеницы // Вестн. с.-х. науки. 1984. № 10. С. 58–66.

Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Перенос генома D мягкой пшеницы в твердую // Докл. АН СССР. 1987. Т. 296, № 5. С. 1252–1254.

Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Мог ли быть конкурент у D генома пшеницы? // Цитология и генетика. 1989. Т. 24, № 3. С. 45–48.

Жуковский П.М. “Персидская пшеница” в Закавказье // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1922/1923. Т. 13, вып. 1. С. 45–58.

Жуковский П.М. Критико-систематический обзор видов рода *Aegilops* // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1928а. Т. 18, вып. 1. С. 417–609.

Жуковский П.М. Новый вид пшеницы // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1928б. Т. 19, вып. 2. С. 59–66.

Жуковский П.М. Земледельческая Турция (азиатская часть – Анатолия). М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. 751 с.

Жуковский П.М. Этюды в области гибридизации, иммунитета и трансплантации растений // Тр. МСХА им. К.А. Тимирязева. 1944. Т. 6. С. 3–48.

Жуковский П.М. Видовой состав и новый вид пшеницы // Докл. АН СССР. 1949. Т. 69, № 2. С. 261–263.

Жуковский П.М. Введение (об отечественных и пришлых зарубежных культурных растениях в СССР) // Материалы по истории земледелия СССР. М.; Л.: Наука, 1956а. С. 5–15.

Жуковский П.М. Значение мировых коллекций Всесоюзного института растениеводства в общих и частных проблемах селекции // Бот. журн. 1956б. Т. 41, № 2. С. 161–171.

Жуковский П.М. Природа и объем вида у культурных растений // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 10. С. 1530–1539.

Жуковский П.М. Новые очаги происхождения и генцентры культурных растений и узкоэндемичные микроцентры родственных видов // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 4. С. 430–460.

Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. 3-е изд., доп. и перераб. Л.: Колос, 1971. 752 с.

Жуковский П.М. Мировой генофонд растений для селекции. Мегацентры и эндемичные микрогенцентры // Жуковский П.М. Избр. тр. Л.: Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1985а. С. 117–191.

Жуковский П.М. Спонтанная и экспериментальная интрогрессия у растений, ее значение в эволюции и селекции // Там же. 1985б. С. 252–258.

Жуковский П.М., Мигушова Э.Ф. Наиболее высокоиммунный эндемичный генофонд для выведения устойчивых сортов пшеницы путем отдаленной гибридизации // Вестн. с.-х. науки, 1969. № 2. С. 16.

Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1988. 768 с.

Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений: Эколого-генетические основы. В 2-х т. М.: Изд-во Рос. ун-та дружбы народов, 2001. Т. 1. 782 с.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

Зарубайло Т.Я. Генетическое изучение исходного материала и путей его использования в селекции // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1976. Т. 60, вып. 1. С. 124–128.

Зарубайло Т.Я., Таврин Э.В. Новые аллогексаплоиды пшеницы, их плодovitость и устойчивость к болезням // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1972. Вып. 24. С. 30–34.

Зарубайло Т.Я., Таврин Э.В., Губарева Н.К. Геномный анализ межвидовых амфидиплоидов пшеницы по белкам зерна // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1973. Т. 52, вып. 1. С. 214–221.

Захаров И.А. Генетические карты высших организмов. Л.: Наука, 1979. 157 с.

Звейнек С.Н. Наследование типа развития и связь его с морозостойкостью и фотопериодической чувствительностью у двуручек мягкой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1984. 20 с.

Звейнек С.Н., Ригин Б.В., Иванова О.А. Реакция на фотопериод и яровизацию двуручек и яровых образцов мягкой пшеницы // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1984. Т. 85. С. 42–50.

Зуев Е.В. Внутривидовая классификация пшеницы Петропавловского // Науч.-техн. бюл. ВИР. 1992. Вып. 233. С. 11–12.

Зуев Е.В. Местные яровые мягкие пшеницы в мировой коллекции ВИР. СПб., 2008. 161 с.

Ибрагимова М.Х. Цитологическая стабильность гексаплоидных амфидиплоидов пшеницы в зависимости от условий произрастания // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1983. Вып. 129. С. 48–52.

Иванов А.П. “Спонтанный” пшенично-ржаной амфидиплоид // Бюл. ВИР. 1958. № 5. С. 39–41.

Иванов А.П., Дорофеев В.Ф. К анализу состава популяций пшеницы и сорнополевой ржи // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1964. Т. 36, вып. 1. С. 119–126.

Иванов Г.И. Новый амфиплоид пшеницы с геномами DDA^bA^b // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1984. Вып. 142. С. 78–79.

Иванов Г.И., Корунчикова В.В. Амфидиплоиды, полученные на основе тетракомпонентов $AABB$ *Triticum aestivum* L. и диплоидных видов пшениц // Докл. ВАСХНИЛ. 1981. № 3. С. 3–5.

Иванова Э.А., Давлетова Р.Г. Активность ингибиторов протеиназ в белках хроматина озимых и яровых пшениц // Генетико-селекционные исследования на Урале: Информ. материалы. Свердловск, 1984. С. 48.

Идентификация, анализ и регистрация образцов и природных популяций *Ae. squarrosa* L. по белкам зерна методами электрофореза и иммунохимии (Метод. указания и каталог белковых формул) / Сост. А.Г. Хакимова, И.П. Гаврилюк, Э.Ф. Мигушова, Е.В. Зуев. Л.: ВНИИР, 1991. 70 с.

Изучение и поддержание образцов коллекции кукурузы (Методические основы) / Сост. Г.Е. Шмараев, Г.В. Матвеева. Л.: ВНИИР, 1985. 50 с.

Ильина Л.Г. Селекция саратовских пшениц. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1996. 132 с.

История древнего Востока. Зарождение древнейших классовых обществ и первые очаги рабовладельческой цивилизации. Ч. 1. Месопотамия. М.: Наука, 1983. 534 с.

История Сибири: В 5 т. Т. 1. Древняя Сибирь. Л.: Наука, 1967. 454 с.

Казарян Л.Г. Гены гибридного некроза и гибридной карликовости у твердых пшениц // Тр. Арм. СХИ. Сер. Пшеница. 1976. № 1. С. 56–62.

Калашник Н.А., Сулейменова Г.С. Идентификация генотипов сортов яровой мягкой пшеницы по типу развития // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1990. № 4. С. 42–46.

Калинина Н.П., Будашкина Е.Б., Хвостова В.В. Изучение электрофоретических спектров глиадинов межвидовых гибридов пшеницы. Сообщ. II. 28-хромосомные гибриды // Генетика. 1977. Т. 13, № 4. С. 573–577.

Канделаки Г.В. К происхождению *Triticum tacha* Dek. et Men. // Генетика. 1967. Т. 3, № 1. С. 34–46.

Карамышев Р.М. Получение озимой формы пшеницы при гибридизации яровых // Агроботаника. 1950. № 5. С. 135–137.

Карпеченко Г.Д. Теория отдаленной гибридизации // Теоретические основы селекции растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. Т. 1. С. 293–354.

Карпеченко Г.Д., Сорокина О.Н. Гибриды *Ae. triuncialis* с рожью // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 20. С. 563–584.

Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 752. Редкие виды пшеницы. Генетическое разнообразие коллекции пшеницы спельты (*Triticum spelta* L.). СПб.: ВИР, 2004. 78 с.

Каталог сортов яровой мягкой пшеницы по генотипам системы локусов *Vrn* (чувствительность к яровизации) / Сост. А.Ф. Стельмах, В.И. Авсенин, А.Н. Воронин. Одесса: ВСГИ, 1987. 111 с.

Кельрейтер И.Г. Учение о поле и гибридизации растений. М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1940. 245 с.

Кендалл М.Дж., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 736 с.

Кефели В.И. Рост растений. М.: Колос, 1984. 175 с.

Кобальтова Е.А. Характеристика межвидового скрещивания (*Tr. durum* Desf. яровая × *Tr. vulgare* Vill. озимая) // Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семен-ву и племен. животн-ву. Т. IV. Селекция растений. Л., 1930. С. 159–179.

Кобелев В.К. Пшеницы Афганистана (состав и распространение) // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 19, вып. 1. С. 3–120.

Кобылянский В.Д. Рожь. Генетические основы селекции. М.: Колос, 1982. 271 с.

Коваль С.Ф. Некоторые проблемы генетических коллекций растений // Генетические коллекции растений. Вып. 1. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1993. С. 6–38.

Коваль С.Ф. Генетика изогенных линий яровой пшеницы Новосибирская 67. 1. Локализация гена коричневой окраски чешуи колоса у мягкой пшеницы в 1D хромосоме // Генетика. 1994. Т. 30, № 4. С. 570–571.

Коваль С.Ф. Каталог изогенных линий сорта мягкой пшеницы Новосибирская 67 и принципы их использования в эксперименте // Генетика. 1997. Т. 33. С. 1168–1173.

Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Получение и жизнеспособность трехвидовых гибридов (*Triticum durum* Desf. × *T. timopheevii* Zhuk.) × *T. aestivum* L. // Науч.-техн. бюл. СО ВАСХНИЛ. 1985. Вып. 45. С. 7–10.

Кокинг Э. Слияние протопластов растений. Достижения и перспективы применения в сельском хозяйстве // Рекомбинантные молекулы: Значение для науки и практики. М.: Мир, 1980. С. 231–247.

Комаров В.Л. Происхождение культурных растений. М.; Л.: Сельколхозгиз, 1931. 240 с.

Комаров В.Л. Учение о виде у растений (Страница истории биологии). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.

Конарев А.В., Цикало Н.В., Жиров Е.Г. Анализ геномного состава амфидиплоидов по белкам семян // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1985. Вып. 149. С. 70–77.

Конарев А.В., Мигушова Э.Ф., Гаврилюк И.П., Конарев В.Г. О природе генома пшениц группы *T. timopheevii* по данным электрофореза и иммунохимического анализа // Докл. ВАСХНИЛ. 1971. № 4. С. 13–16.

Конарев В.Г. Белки пшеницы. М.: Колос, 1980. 351 с.

Конарев В.Г. Белки растений как генетические маркеры. М.: Колос, 1983. 320 с.

Конарев В.Г. Генетические ресурсы селекции, современная стратегия их изучения и использования // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1991а. Т. 140. С. 23–36.

Конарев В.Г. Н.И. Вавилов и проблемы вида в прикладной ботанике, генетике и селекции. М.: Агропромиздат, 1991б. 48 с.

Конарев В.Г., Гаврилюк И.П., Пенева Т.И., Конарев А.В., Хакимова А.Г., Мигушова Э.Ф. О природе и происхождении геномов пшеницы по данным биохимии и иммунохимии белков зерна // С.-х. биология. 1976. Т. 11, № 5. С. 656–665.

Конарев В.Г., Гаврилюк И.П., Губарева Н.К., Пенева Т.И., Чмелева З.В., Конарев А.В., Ахметов Р.Р., Гилязетдинов Ш.Я., Сидорова В.В., Анисимова И.Н., Егги Э.Э., Введенская И.О., Хакимова А.Г., Кудрякова Н.В. Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции. М.: Колос, 1993. 447 с. (Теорет. основы селекции. Т. I).

Коновалов А.А., Моисеева Е.А., Кондратенко Е.Я., Гончаров Н.П. Порядок расположения генов *bs*, *Skdh* и *Aadh1* в хромосоме 5R ржи *Secale cereale* // Генетика. 2010. Т. 46, № 6. С. 758–763.

Коржинский С.И. Предисловие // Коржинский С.И. Флора востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношении. Томск, 1892. Т. 1. С. 21–27.

Коржинский С.И. Гетерогенозис и эволюция. К теории происхождения видов // Зап. Имп. АН. 1899а. Т. 9, № 2. С. 1–94.

Коржинский С.И. Гетерогенозис и эволюция. (Предварительное сообщение) // Изв. Имп. АН. 1899б. Т. 10, № 3. С. 255–268.

Корзун В.Н., Картель Н.А. Генетическое картирование с помощью ПДРФ-анализа у растений // Физиология и биохимия культ. растений. 1994. Т. 26, № 6. С. 545–551.

Коровина О.Н. Ключ для определения видов пшеницы // Пшеница / Ред. В.Ф. Дорофеев, О.Н. Коровина. Л.: Колос, 1979. С. 31–34. (Культ. флора СССР. Т. 1).

Коровина О.Н., Белозор Н.И., Доронина Ю.А., Костерина Е.А. Каталог типовых таксонов растений, хранящихся в гербарии ВИР. Ч. 1. Л.: ВИР, 1981. 19 с. (Каталог Мировой коллекции ВИР; Вып. 327).

Костов Д. Изучение полиплоидных растений. XI. Амфиплоид *T. timopheevii* Zhuk. × *T. monosocum* L. // Докл. АН СССР. 1936. Т. 1 (10), № 1. С. 32–36.

Костов Д. Поведение хромосом у гибридов *Triticum* и родственных родов // Тр. Ин-та генетики. 1937. № 11. С. 15–32.

Костов Д. Происхождение и селекция пшениц с цитогенетической точки зрения // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940. № 1. С. 56–94.

Костюченко И.А., Зарубайло Т.Я. Естественная яровизация зерна на растении в период созревания // Селекция и семеноводство. 1935. № 3 (11). С. 39–42.

Костюченко И.А., Зарубайло Т.Я. Естественная яровизация зерна на растении в период созревания // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1936. № 17. С. 17–23.

Костюченко И.А., Зарубайло Т.Я. О возможности прохождения стадии яровизации в созревающих семенах на растении // Тр. Ин-та генетики АН СССР. 1937а. № 11. С. 33–47.

Костюченко И.А., Зарубайло Т.Я. Яровизация семян при созревании и ее практическое значение // Селекция и семеноводство. 1937б. № 6. С. 39–42.

Краснюк А.А. Некоторые данные по генетике ржи // Селекция и семеноводство. 1936. № 9. С. 50–53.

Кредок Дж. Консервация зародышевой плазмы зерновых культур // Генетические ресурсы пшеницы: Материалы междунар. симп. (Ленинград, 14–22 июля 1975 г.). Л.: ВНИИР, 1976. С. 40–47.

Крисилов В.А., Юдин С.А. Естественная и искусственная таксономия // Искусственный интеллект. 2005. № 1. С. 74–85.

Кронквист А.Г., Тахтаджян А.Л., Циммерман В. Высшие таксоны *Embryobionta* // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 5. С. 629–634.

Крюкова А.Г. Морфобиологические особенности растений подвидов *Triticum dicocum* (Schrank) Schuebl.: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2005. 246 с.

Кудрявцев А.М., Попова Т.А. Генетическое сцепление между глиадинкодирующими генами и генами окраски и опушения колоса у яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) // Генетика. 1994. Т. 30, № 12. С. 1587–1592.

Кудряшев С.Н. Пшеницы Узбекистана. Ташкент: Изд-во УзФАН, 1942. 80 с.

Кузьмина Н.В. Естественные ячменно-клинелимусовые гибриды на Восточном Памире. Душанбе: Дониш, 1967. 82 с.

Кулешов Н.Н. Ускоренные способы оценки пригодности сортов и гибридов кукурузы по длине вегетационного периода для различных районов и раз-
432

личного использования // Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов / Тр. конф., посвящ. 40-летию Великой Октябрьской соц. революции (Москва, 8–14 окт. 1957 г.). М., 1959. Т. 1. С. 623.

Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Наука, 1984. 239 с.

Куперман Ф.М., Ржанова Е.И., Мурашев В.В., Львова И.Н., Седова Е.А., Ахундова В.А., Щербина И.П. Биология развития культурных растений / Под ред. Ф.М. Куперман. М.: Высш. шк., 1982. 343 с.

Куприянов А.Н. Вид с точки зрения практического ботаника // Эволюционная биология: Материалы конф. “Проблема вида и видообразование”. Томск: ТГУ, 2001. Т. 1. С. 179–189.

Куркиев У.К., Филатенко А.А. Новые формы пшеницы Синской (*Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk.) // Докл. Россельхозакадемии. 2000. № 4. С. 10–12.

Лазарева Е.М., Айзатулина Х.С. Изучение локализации гетерохроматина в хромосомах пшеницы сорта Чайниз Спринг и его дителосомных линий // Цитология и генетика. 1988. Т. 22, № 1. С. 36–40.

Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Леонова И.Н., Ермакова М.Ф., Калачева Г.С., Попова О.М. Иммунные аналоги мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 с комплексной устойчивостью к болезням // Селекция сельскохозяйственных культур на иммунитет. Новосибирск, 2004. С. 88–92.

Лайкова Л.И., Гончаров Н.П., Попова О.М., Мельник В.М., Митрофанова О.П., Ватанабе Н. Генетическое изучение мутантов мягкой пшеницы // Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. 2009. Т. 166. С. 396–399.

Лапочкина И.Ф. Реконструкция генома мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при отдаленной гибридизации (с использованием *Aegilops* L. и других видов): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Немчиновка, 1999. 50 с.

Лапочкина И.Ф., Соломатин Д.А., Сережкина Г.В., Гришина Е.Е., Вишнякова Х.С., Пухальский В.А. Линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* Tausch // Генетика. 1996. Т. 32, № 12. С. 1651–1656.

Ларионов Д. Несколько замечаний по вопросу о генетической связи между отдельными представителями рода *Triticum* в связи с их классификацией // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1914. Т. 7, вып. 6. С. 363–379.

Лебедев В.Н. Новые случаи образования амфидиплоидов в пшенично-ржаных гибридах. Харьков; Киев: Изд-во Наркомснаба УССР, 1933. 27 с.

Лебедева Т.В., Ригин Б.В. Наследование некоторых морфологических признаков, типа развития и устойчивости к мучнистой росе культурной однозернянки *Triticum monosocum* L. // Генетика. 1994. Т. 30, № 12. С. 1599–1604.

Левитес Е.В. Генетика изоферментов растений. Новосибирск: Наука, 1986. 145 с.

Левитский Г.А. Материальные основы наследственности // Г.А. Левитский. Цитогенетика растений. Избр. тр. М.: Наука, 1978. С. 10–208.

Левитский Г.А., Бенецкая Г.К. Цитология пшенично-ржаных амфидиплоидов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 27, вып. 1. С. 241–264.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 217 с.

Леманн К., Айхеле Ф. Физиология прорастания семян злаков. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 483 с.

Леонова И.Н., Родер М.С., Калинина Н.П., Будашкина Е.Б. Генетический анализ и локализация локусов, контролирующих устойчивость интрогрессивных линий *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* к листовой ржавчине // Генетика. 2008. Т. 44, № 12. С. 1652–1659.

Лепин Т.К. Наследование количественных признаков у твердых пшениц. 1. Наследование длины чешуи в скрещиваниях *Tr. polonicum* × *Tr. durum* // Изв. Бюро генетики. 1929. № 7. С. 41–68.

Лепин Т.К. К генетической природе озимости у пшениц // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции: Сб., посвящ. 70-летию со дня рождения Н.И. Вавилова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 149–152.

Либберт Э. Физиология растений. М.: Мир, 1976. 580 с.

Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 456 с.

Ло К., Ворланд А., Янг К. Изучение развития пшеницы с использованием линий с замещенной целой хромосомой // Генетика и благосостояние человека / Тр. XIV МКГ. М.: Наука, 1981. С. 451–460.

Лобов В.П., Даскалюк А.П. Организация и экспрессия генома при яровизации пшеницы // Регуляция адаптационных реакций сельскохозяйственных растений. Кишинев, 1987. С. 138–147.

Лунева Н.Н., Чухина И.Г., Лебедева Е.Г. Типовой гербарий в гербарном фонде Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (WIR) // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 3. С. 74–79.

Лутков А.Н. Экспериментальное получение безлигульной формы ячменя под влиянием X-лучей // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1937. Сер. II, вып. 7. С. 197–202.

Лысенко Т.Д. Влияние термического фактора на продолжительность фаз развития растений. Опыт со злаками и хлопчатником // Тр. Азерб. Центр. опытно-селекц. станции им. тов. Орджоникидзе. Баку, 1928. Вып. 3. 168 с.

Лысенко Т.Д. Яровизация сельскохозяйственных растений // Бюл. яровизации. 1932. № 1. С. 14–20.

Лысенко Т.Д. Стадийное развитие растений. М.: Сельхозгиз, 1952. 712 с.

Льюис С.Ф. Консервация зародышевой плазмы пшеницы в связи с проблемой генетического источника // Генетические ресурсы пшеницы: Материалы междунар. симп. (Ленинград, 14–22 июля 1975 г.). Л.: ВНИИР, 1976. С. 35–43.

Любарский Г.Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. Исследования по фауне. М.: КМК Ltd., 1996. 436 с. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ; Т. 35).

Любичев А.А. О некоторых противоречиях общей таксономии // Любичев А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов: Сб. ст. М.: Наука, 1982а. С. 84–112.

Любичев А.А. О форме естественной системы организмов // Там же. 1982б. С. 24–36.

Магомедмирзаев М.М. Пути выявления и использования генетических ресурсов высших растений // Итоги науки и техники ВИНТИ АН СССР. Сер. Общ. генетика. М., 1978. Т. 3. Эволюционная и популяционная генетика. С. 130–168.

Мазер К., Джинкс Дж.Л. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.

Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд-во иностр. лит., 1947. 504 с.

Майстренко О.И. Перспективы использования анеуплоидии в генетике и селекции пшеницы // Селекция и семеноводство. 1972. № 3. С. 15–19.

Майстренко О.И. Цитогенетическое изучение онтогенеза мягкой пшеницы: Тез. докл. Закавказ. симп. по биологии пшеницы (Эчмиадзин, 12–13 окт. 1976 г.). Эчмиадзин, 1976. С. 57–63.

Майстренко О.И. Цитогенетические исследования типа развития и времени колошения // Генетика и благосостояние человечества / Тр. XIV МКГ. М.: Наука, 1981. С. 439–451.

Майстренко О.И. Использование цитогенетических методов в исследовании онтогенеза мягкой пшеницы // Онтогенез высших растений: Сб. науч. тр. / Ин-т генетики АН Республики Молдова. Кишинев: Штиинца, 1992. С. 98–114.

Майстренко О.И., Лайкова Л.И., Храброва М.А., Ефремова Т.Т., Пельтек С.Е., Алиев Э.Б., Гайдаленок Р.Ф., Ермакова М.Ф., Трошина А.В., Пшеничникова Т.А., Гамзикова О.И. Цикл работ: создание и использование наборов линий анеуплоидов для изучения генетического эффекта отдельных хромосом мягкой пшеницы (реферат) // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1988. Т. 20, вып. 3. С. 128–133.

Мак Кей Дж. Генетические основы систематики пшениц // С.-х. биология. 1968. Т. 3, № 1. С. 12–25.

Мак Кей Дж. Генетические основы систематики пшениц // Селекция самоопыляющихся культур. М., 1969. С. 149–165.

Мак Кей Дж. Род *Triticum* и его систематика // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 170–185.

Максимов Н.А., Пояркова А.И. К вопросу о физиологической природе различий между яровыми и озимыми расами хлебных злаков // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1924/1925. Т. 14, вып. 1. С. 211–234.

Макушина Е.Н. Новый вид пшеницы *Triticum armeniacum* (Jakubz.) sp. n. // Докл. АН СССР. 1938. Т. 21, № 7. С. 350–353.

Макушина-Горошенко Е.Н. Новый вид пшеницы *Triticum montanum* Makusch. пом. пов., и его таксономическое положение в роде *Triticum* // Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А.И. Герцена. 1948. Т. 66. Бот. 8. С. 107–143.

Малыгин Ю.Н. Селекция и семеноводство. 2-е изд., испр. и доп. М.: Сельхозгиз, 1936. 256 с.

Мальцев А.И. Как собирать и составлять коллекции сорных семян. Прил. 7-е к Тр. по прикл. ботанике. 1912. С. 1–19.

Мамонтова В.Н. Сорта яровой пшеницы и методы их выведения // Генетика. 1966. Т. 1, № 10. С. 67–77.

Махалин М.А. Межродовая гибридизация зерновых колосовых культур. М.: Наука, 1992. 239 с.

Медников Б.М. Современное состояние проблемы вида и видообразования // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 133–147.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (сент-луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом. СПб.: Изд-во СПб. ГХФА, 2001. 211 с.

Мейен С.В. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука, 1984. С. 7–32.

Мейен С.В., Шрейдер Ю.А. Методологические аспекты теории классификации // Вопр. философии. 1976. № 12. С. 67–79. (<http://www.kudrinbi.ru/public/453/index.htm>).

Мейстер Г.К. К познанию формообразовательного процесса ржано-пшеничных гибридов пшеничной группы // Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племен. животноводству (Ленинград, 10–16 янв. 1929 г.). Л., 1930. Т. 2. С. 369–380.

Мелларт Дж. Древнейшие цивилизации Ближнего Востока. М.: Наука, 1982. 152 с.

Мельник В.М. Генетические исследования сферококкоидных мутантов мягкой пшеницы – *Triticum aestivum* L. // Селекция с.-х. культур в Алтайском крае. Новосибирск, 1988. С. 59–70.

Мельник В.М. Цитогенетика таксономических мутантов пшеницы // Повышение эффективности селекции и семеноводства сельскохозяйственных растений. Новосибирск, 2002. С. 275–279.

Менабде В.Л. Ботанико-систематические данные о хлебных злаках древней Колхиды // Сообщ. АН ГрузССР. 1940. Т. 1, № 9. С. 683–689.

Менабде В.Л. Пшеницы Грузии. Тбилиси: Изд-во АН Грузии, 1948. 276 с.

Менабде В.Л., Ерицян А.А. К изучению грузинской пшеницы Зандури // Сообщ. АН ГССР. 1960. Т. 25, № 6. С. 731.

Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М.: Наука, 1965. 160 с.

Мережко А.Ф. Наличие генов черной окраски остей у безостых сортов мягкой пшеницы и возможные перспективы их использования в селекции // С.-х. биология. 1980. Т. 1, № 3. С. 387–391.

Мережко А.Ф. Наследование продолжительности периода всходы–колошение у гибридов мягкой яровой пшеницы Саратовская 29 со скороспелыми мексиканскими сортами // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1984а. Т. 85. С. 30–37.

Мережко А.Ф. Система генетического изучения исходного материала для селекции растений (Метод. рекомендации). Л.: ВНИИР, 1984б. 68 с.

Мережко А.Ф. Генетическое подтверждение идей Н.И. Вавилова в селекции пшеницы на скороспелость // Вестн. с.-х. науки. 1987. № 11. С. 28–34.

Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 110–120.

Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. СПб.: ВНИИР, 1994. 128 с.

Мережко А.Ф., Иванова О.А. Генетика фотопериодической чувствительности пшеницы: гибридная комбинация Ленинградка × ВИР-128 // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1987. Вып. 174. С. 11–17.

Мережко А.Ф., Прилюк Л.В., Писарева П.А., Пухальский В.А. Морфологические признаки // Генетика культурных растений. Зерновые культуры. Л.: Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1986. С. 94–102.

Мережко А.Ф., Митрофанова О.П., Зуев Е.В. О создании генетической коллекции пшеницы // Селекция и семеноводство. 1996. № 3/4. С. 2–9.

Мережко А.Ф., Кошкин В.А., Матвиенко И.И. Исходный материал для создания серии почти изогенных линий мягкой пшеницы с различной фотопериодической чувствительностью // Генетика. 1997. Т. 33, № 4. С. 501–511.

Методика государственного испытания сельскохозяйственных культур. Вып. 1. Общая часть. М.: Колос, 1971. 248 с.

Мигушова Э.Ф. К вопросу о происхождении геномов пшеницы // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1975. Т. 55, вып. 3. С. 3–26.

Мигушова Э.Ф. К вопросу о систематике и происхождении видов пшеницы // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1976. Т. 58, вып. 2. С. 155–158.

Мигушова Э.Ф. Система рода *Triticum* L. по К.А. Фляксбергеру с современной точкой зрения // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1981. Вып. 106. С. 36–40.

Мигушова Э.Ф., Жуковский П.М. К познанию пшеницы *T. ispahanicum* Heslot // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1969. Т. 39, вып. 3. С. 71–90.

Мигушова Э.Ф., Конарев А.В. Внутривидовая неоднородность *Triticum araraticum* Jakubz. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1973. Т. 52, вып. 1. С. 206–213.

Мигушова Э.Ф., Конарев А.В. Генетическая разнокачественность дикорастущей двузернянки Ирана // Вестн. с.-х. науки. 1975. № 4. С. 18–22.

Мигушова Э.Ф., Ремизова Е.П. Озимость и яровость в роде *Aegilops* L. // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1978. Вып. 84. С. 62–64.

Мигушова Э.Ф., Ремизова Е.П. Озимость у эгилопсов Советского Союза // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1982. Вып. 119. С. 67–68.

Митрофанова О.П. К созданию коллекции генетически маркированных линий мягкой пшеницы // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1989. Т. 128. С. 52–57.

Митрофанова О.П. Единая генетическая коллекция вида *Triticum aestivum* L. (Принципы создания) // Генетические коллекции растений. Вып. 1. Новосибирск: ИГиГ СО РАН, 1993. С. 39–51.

Митрофанова О.П. Создание генетической коллекции мягкой пшеницы в России – основа дальнейшего развития частной генетики и селекции // Генетика. 1994. Т. 30, № 10. С. 1306–1316.

Митрофанова О.П. Генетическая коллекция и ее роль в сохранении и освоении потенциала вида *Triticum aestivum* L.: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: ВНИИР, 1997. 39 с.

Митрофанова О.П. Генетические ресурсы пшеницы в России: состояние и предселекционное изучение // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2012. Т. 16, № 1. С. 10–20.

Мичурин И.В. Избранные сочинения. М.: Сельхозгиз, 1948. 719 с.

Моисеева Е.А., Гончаров Н.П. Генетический контроль ярового типа развития у стародавних и местных сортов мягкой пшеницы Сибири // Генетика. 2007. Т. 43, № 4. С. 469–476.

Мойса И.И. Содержание белка и лизина в зерне пшеницы и ее диких сородичей // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1974. Вып. 37. С. 15–20.

Мокану Н.В., Файт В.И. Различия эффектов аллелей *Vrd 1* и *Ppd-D1* генов по зимо-морозостойкости и урожаю у озимой пшеницы // Цитология и генетика. 2008. № 6. С. 26–34.

Моррис Р., Сирс Э.Р. Цитогенетика пшеницы и родственных форм // Пшеница и ее улучшение. М.: Колос, 1970. С. 33–110.

Мошков Б.С. Среднесуточная температура как основной фактор “термофотопериодизма” пшеницы // Физиологические закономерности онтогенеза и продуктивности растений. 1985. С. 66–77.

Мошков Б.С. Актиноритмизм растений. М.: Агропромиздат, 1987. 272 с.

Мурашев В.В., Морозова З.А. Сравнительный морфогенез *Triticum timopheevii* (Zhuk.) и синтезированного октоплоидного вида *T. timonovum* Heslot et Ferrary // Вестн. Моск. ун-та. Биол. науки. 2008. Т. 63, № 3. С. 40–46.

Мустафаев И.Д. Материал по изучению пшениц, ржи, ячменя и эгилопсов Азербайджана (Результаты экспедиционного обследования). Баку: Изд-во АН АзССР, 1961. 96 с.

Мустафаев И.Д. Пшеницы Азербайджана и их значение в селекции и формообразовательном процессе. Доклад-обобщение опубл. и выполн. работ на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук (по совокупности). Л.: ВИР, 1964. 70 с.

Навашин М. Об изменении числа и морфологических признаков хромосом у межвидовых гибридов // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1927. Т. 17, вып. 3. С. 121–150.

Наврузбеков Н.А. Наследование прочности колосового стержня и вымолачиваемости при межвидовой гибридизации пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 24 с.

Наврузбеков Н.А. Синтез октоплоидной пшеницы с легким обмолотом // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1981. Вып. 106. С. 84–85.

Наврузбеков Н.А. Гибридизация *Aegilops taushii* Cosson с диплоидными пшеницами // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1991а. Т. 142. С. 66–75.

Наврузбеков Н.А. Фертильность пыльцы и озерненность колоса у F_1 и BC_1F_1 скрещивания *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. с диплоидными пшеницами // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1991б. Т. 142. С. 58–61.

Назаренко А.А. Возможна ли единая концепция вида в орнитологии? (Мнение практикующего систематика) // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62, № 2. С. 180–186.

Невский С.А. *Triticum* L. – Пшеница // Флора СССР. Т. II. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. С. 675–688.

Невский С.А. К вопросу о системе рода *Triticum* L. по поводу критики обработки рода *Triticum* L. во “Флоре СССР”. Т. 2, 1934 // Сов. ботаника. 1935. № 6. С. 120–128.

Невский С.А. Материалы к познанию дикорастущих ячменей // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1941. Сер. I, вып. 5. С. 64–255.

Николаева А.Г. Цитологическое исследование рода *Triticum* // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1922/1923. Т. 13, вып. 1. С. 33–44.

Ницше Ф. Человеческое, слишком человеческое. Книга для свободных умов // Соч. в 2 т. Т. 1. М.: Мысль, 1990. С. 231–490.

Носатовский А.И. Пшеница: Биология. Изд. 2-е, доп. М.: Колос, 1965. 568 с.

Определитель пшеницы: Метод. указания / Сост. В.Ф. Дорофеев, А.А. Филатенко, Э.Ф. Мигушова. Л.: ВНИИР, 1980. 105 с.

Определитель разновидностей мягкой и твердой пшениц / Сост. Н.П. Гончаров. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. 67 с.

Орел Л.И., Удачин Р.А., Агафонова Н.А., Огородникова В.Ф. Морфологические и кариологические особенности *Triticum petropavlovskyi* (Poaceae) // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 1. С. 37–44.

Орлов А.А. Географический центр происхождения и район возделывания твердой пшеницы // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1922/1923. Т. 13, вып. 1. С. 369–459.

Осипов Н., Ушаков С. Всеобщий садовник или полное садоводство и ботаника. В 4 ч. СПб., 1812а. Ч. III. 305 с.

Осипов Н., Ушаков С. Всеобщий садовник или полное садоводство и ботаника. В 4 ч. СПб., 1812б. Ч. IV. 238 с.

Палилова А.Н. Генетические системы у растений и их взаимодействие. Минск: Наука и техника, 1986. 159 с.

Пальмова Е.Ф. Введение в экологию пшениц. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 75 с.

Пельтек С.Е., Пшеничникова Т.А., Сарапульцев Б.И., Майстренко О.И. Хромосомная локализация генов, контролирующих биосинтез глиадина мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг // Генетика. 1986. Т. 22, № 6. С. 995–1001.

Пендинен Г.И. Особенности микроразмножения *in vitro* ячменно-пшеничных и пшенично-ржаных гибридов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1989. Т. 128. С. 39–45.

Пенева Т.И., Конарев В.Г. Идентификация генома *Aegilops searsii* Feld. et Kislev по белкам-маркерам // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1982. Т. 73, вып. 3. С. 132–133.

Пенева Т.И., Мигушова Э.Ф. Структура генома S (В) эгилопсов группы *Sitopsis* по данным электрофоретического и иммунохимического анализа глиадинов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1973. Т. 52, вып. 1. С. 178–192.

Першина Л.А. Отдаленная гибридизация ячменя (генетические и биотехнологические аспекты): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1995. 35 с.

Писарев В.Е. К вопросу о происхождении земледелия и полевых культур Восточной Сибири // Материалы по истории земледелия СССР. М.; Л.: Наука, 1956. С. 170–203.

Писарев В.Е. Происхождение мягкой пшеницы // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1964а. Т. 36, вып. 1. С. 5–23.

Писарев В.Е. Амфилоиды “яровая пшеница × яровая рожь” // Писарев В.Е. Селекция зерновых культур. Избр. работы. М.: Колос, 1964б. С. 286–315.

Писарев В.Е., Виноградова Н.М. Гибриды пшеницы и элимуса // Докл. АН СССР. 1944. Т. 45, № 3. С. 137–140.

Письмо от 17 декабря 1927 г. А. Эйга Н.И. Вавилову // Николай Иванович Вавилов: Научное наследие в письмах (международная переписка). Т. II. М.: Наука, 1997. С. 188–191.

Положий А.В. История формирования понятия о виде высших растений // Эволюционная биология: Материалы конф. “Проблема вида и видообразования” / Под ред. В.Н. Стегния. Томск: ТГУ, 2001. Т. 1. С. 29–36.

Поморцев А.А., Абдуламонов К., Муминшоева З., Абдулов И.А. Наследование и генетический контроль признака “безлигульность” у мутантной формы ячменя, выделенной на Памире // Генетика. 1990. Т. 26, № 7. С. 1329–1333.

Попов М.Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1927. Т. 17, вып. 1. С. 221–290.

Попова Г. Виды *Aegilops* и их массовая гибридизация с пшеницей в Туркестане // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1923. Т. 13, вып. 1. С. 461–482.

Попова Г. Очерк культурной растительности Центрально-Бухарского оазиса // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 22, вып. 2. С. 3–46.

Проблема вида в ботанике. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 319 с.

Программы и наставления для наблюдения и собирания коллекций по геологии, почвоведению, зоологии, ботанике, сельскому хозяйству, метеорологии и гидрологии. Изд. 3-е, значит. доп. и испр. СПб.: Импер. о-во естествоиспыт., 1891. 330 с.

Прокопик Д.О., Ющук А.І., Антонюк М.З., Терновська Т.К. Гомеологічна надлежність генів, що контролюють остистість в інтрогресивних ліній м'якої пшениці // Наукові записки. 2009. Т. 93. Біологія та екологія. С. 10–16.

Пухальский А.В., Максимов И.Л. Экспериментальное получение зеленой окраски зерна при скрещивании двух краснозерных гексаплоидных видов озимой пшеницы // Генетика. 1970. Т. 6, № 12. С. 134–135.

Пухальский В.А. Локализация генов гибридного некроза в генотипах современных и стародавних сортов мягкой пшеницы // Тр. Арм. СХИ. Сер. Пшеница. 1976. № 1. С. 31–42.

Пухальский В.А. Исследование генных систем, вызывающих летальность в роде *Triticum* L., применительно к генетической теории селекции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1981. 53 с.

Пухальский В.А. Материалы к изучению генов гибридного некроза в роде *Triticum* L. // Генетика. 1986. Т. 32, № 4. С. 541–546.

Пухальский В.А. Проблемы генетической теории селекции растений // Информ. вестн. ВОГиС. 2005. Т. 9, № 3. С. 306–316.

Пшеница // Культурная флора СССР. Т. 1 / Ред. В.Ф. Дорофеев, О.Н. Коровина. Л.: Колос, 1979. 348 с.

Пшеницы мира / Ред. Д.Д. Брежнев. Л.: Колос, 1976. 487 с.

Пшеницы мира / Ред. В.Ф. Дорофеев. Изд. 2-е, перераб. и доп. Л.: Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1987. 560 с.

Рабинович С.В. Современные сорта пшеницы и их родословные. Киев: Урожай, 1972. 328 с.

Регель Р.Э. О желательности соглашения относительно употребления терминов: вид, разновидность, раса или порода и сорт в применении к с.-х. растениям // Тр. 3-го съезда деятелей по с.-х. опытному делу. СПб.: Тип. Киришбаума. 1905. Т. 1. С. 83–86.

Регель Р.Э. Селекция с научной точки зрения // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1912. Т. 5, № 11. С. 425–623.

Регель Р.Э. Организация и деятельность Бюро по прикл. ботанике за первое двадцатилетие его существования (27 окт. 1894–27 окт. 1915) // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915. Т. 8, № 4/5. С. 327–723; № 12. С. 1465–1637.

Регель Р.Э. К вопросу о видообразовании (По поводу диссертации В. Талиева “Опыт исследования процесса видообразования в живой природе”, 1915) // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1917. Т. 10, № 1. С. 157–181.

Регель Р.Э. Хлеба России. Петроград: Изд. М. и С. Сабашниковых, 1922. 55 с. (КЕПС / Богатства России).

Ригин Б.В. Генетические основы и перспективы гибридизации *Triticum* L. × *Secale* L.: Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1986. 409 с.

Ригин Б.В., Барашкова Э.А. Генетический анализ устойчивости к морозу сорта Мироновская 808 с использованием анеуплоидов Chinese Spring // Селекционная характеристика сортов пшеницы. Л.: ВНИИР, 1984. С. 23–29.

Ригин Б.В., Гончаров Н.П. Генетика онтогенеза пшеницы. М.: ВИНТИ, 1989. С. 1–148. (Итоги науки и техники. Сер. Генетика и селекция возделываемых растений; Т. 1).

Ригин Б.В., Лакербай А.О. Число главных генов, контролирующих яровой тип развития сортов мягкой пшеницы различного происхождения // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1982. Вып. 122. С. 49–55.

Ригин Б.В., Лебедева Т.В. Факториальный и моносомный анализ признаков “лигула” и “ушки” у мягкой пшеницы // Генетика. 1973. Т. 9, № 1. С. 11–17.

Ригин Б.В., Репина Т.С. Наследование типа развития у *Triticum monosocum* L. // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1987. Вып. 174. С. 21–23.

Ригин Б.В., Летинова М.С., Репина Т.С. Сравнительная генетика скорости развития растений видов рода *Triticum* L. // Генетика. 1994. Т. 30, № 10. С. 1326–1333.

Родионова Н.М. Методы анализа анеуплоидов и линий с замещением хромосом при изучении устойчивости мягкой пшеницы к ржавчине // Теоретические основы устойчивости растений к болезням. М.: Колос, 1977. С. 191–211.

Рожевиц Р.Ю. Злаки // Культурная флора СССР. Т. 1. Хлебные злаки – пшеница. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. С. 1–16.

Рожь // Культурная флора СССР. Т. 2, ч. 1 / Ред. В.Д. Кобылянский. Л.: Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1989. 368 с.

Розанова М.А. Экспериментальные основы систематики растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 255 с.

Розова С.С. Классификационная проблема в современной науке. Новосибирск: Наука, 1986. 224 с.

Романова Ю.А., Губарева Н.К., Конарев А.В., Митрофанова О.П., Ляпунова О.А., Анфилова Н.А., Стрельченко П.П. Исследования коллекции вида пшеницы *Triticum spelta* L. по полиморфизму глединов // Генетика. 2001. Т. 37, № 9. С. 1258–1265.

Рутц Р.И. Использование мутантов озимой пшеницы для создания сортов озимой и яровой пшеницы // Селекция и семеноводство. 1995. № 1. С. 27–30.

Рутц Р.И., Леонтьев С.И. Наследование образа жизни у гибридов яровой пшеницы с озимой в условиях лесостепи Омской области // Науч. тр. ОмСХИ им. С.М. Кирова. 1967. Т. 78. С. 91–99.

Рыбалка А.И. Гибринологический и моносомный анализ компонентного состава глединов у сортов мягкой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса, 1975. 26 с.

Рябчун В.К., Шатохин В.И., Лісничий В.А., Капустіна Т.Б. Яре тритикале для стабільного виробництва зерна. Харьков: ІР ім. В.Я. Юр'єва, 2007. 16 с.

Садыков А.М. К вопросу о зарождении ржаных зерен в растении пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1952. 14 с.

Салина Е.А., Егорова Е.М., Адонина И.Г., Добровольская О.Б., Будашкина Е.Б., Леонова И.Н. ДНК маркеры для генотипирования и создания интрогрессивных линий пшеницы (*Triticum aestivum* L. × *Aegilops speltoides* Tausch; *T. aestivum* × *T. timopheevii* Zhuk.) // Информ. вестн. ВОГиС. 2008. Т. 12, № 4. С. 620–628.

Сапегин А.А. Особенности расщепления гибридов между мягкой и твердой пшеницей // Тр. Ин-та генетики АН СССР. 1938. Вып. 12. С. 5–66.

Сапегин А.А., Баранский Д.И. Гибринологический анализ сопряженных признаков пшеницы. II // Тр. Одесской с.-х. селекц. станции. 1922. Вып. 7. С. 19–26.

Сапегин А.А., Секачев Г.А., Вуколов П.И., Александров Л.А., Аксентьев Б.Н. Гибринологический анализ сопряженных признаков пшеницы. I // Зап. Импер. о-ва с.-х. Южной России. 1916. Т. 86, вып. 2. С. 455–544.

Светозарова В.В. О втором геноме *T. timopheevii* Zhuk. // Докл. АН СССР. 1939. Т. 23, № 5. С. 472–476.

Семенова Л.В. Анализ генофонда подтрибы пшеницевых – *Triticeae* с целью привлечения в селекцию новых таксонов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1993. 55 с.

Семенов-Тянь-Шанский А.С. Таксономические границы вида и его подразделений // Зап. Имп. АН. 1910. Т. 25, вып. 1. С. 1–29.

Серебровский А.С. Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 342 с.

Симонов А.В. Генетическое изучение признаков, определяющих морфологию колоса и структуру эндосперма зерновки пшеницы (*Triticum aestivum* L.), интрогрессированных от *Aegilops speltoides* Tausch: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2010. 16 с.

Симонов А.В., Пшеничникова Т.А., Лапочкина И.Ф. Генетический анализ признаков, интрогрессированных от *Aegilops speltoides* Tausch в мягкую пшеницу и определяемых генами хромосомы 5А // Генетика. 2009. Т. 45, № 7. С. 913–919.

Синская Е.Н. Происхождение пшеницы // Проблемы ботаники. 1955. Вып. 2. С. 5–73.

Синская Е.Н. Учение о виде и таксонах (Конспект лекций). Л.: ВИР, 1961. 46 с.

Синская Е.Н. Исторический обзор работ ВИР по систематике // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1968. Т. 39, вып. 2. С. 3–38.

Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры (На заре земледелия). Л.: Колос, 1969. 480 с.

Скаткин П. Словари и энциклопедии о коллекционировании // Сов. коллекционер. 1972. Вып. 10. С. 88–94.

Скрипчинский В.В. Генетика фотопериодизма покрытосеменных // Генетика. 1971. Т. 7, № 10. С. 140–152.

Скурыгина Н.А. Интрогрессия генов устойчивости к грибным болезням и генетическая структура *Triticum timopheevii* Zhuk. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1989. Т. 128. С. 21–33.

Скурыгина Н.А. Новые гены устойчивости мягкой пшеницы к популяциям бурой ржавчины и мучнистой росы, интрогрессированные от *T. dicoccum* Schuebl. и *T. persicum* Vav. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1992. Т. 148. С. 109–114.

Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Генетические коллекции растений и их использование. М.: ВИНТИ, 1983. С. 3–27. (Итоги науки и техники. Сер. Общие проблемы биологии; Т. 2. Модели и объекты биологических исследований (Генетические коллекции растений)).

Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Генетика ржи. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 262 с.

Сорокина О.Н. Гибридизация эгилопс с пшеницей (Литературный обзор) // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1934. Сер. II, № 6. С. 7–37.

Сорокина О.Н. Новые эгилопсно-пшеничные амфидиплоиды // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1937а. Сер. II, № 7. С. 161–173.

Сорокина О.Н. Плодовитый и константный 42-хромосомный гибрид *Ae. ventricosa* Tausch × *T. durum* Desf. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1937б. Сер. II, № 7. С. 5–12.

Стебут А.И. Анабиоз в вопросе о перезимовании озимей // Вестн. сельского хоз-ва. 1916. № 6. С. 12–14.

Стельмах А.Ф. Генетика типа развития и продолжительности вегетационного периода мягких пшениц // Селекция и семеноводство (Киев). 1981а. Вып. 48. С. 8–15.

Стельмах А.Ф. Генетика типа развития мягких пшениц // Докл. ВАСХНИЛ. 1981б. № 1. С. 3–5.

Стельмах А.Ф. Наиболее распространенные в СССР генотипы пшениц по локусам *Vrn1...Vrn3* // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. 1983. Вып. 3 (49). С. 45–49.

Стельмах А.Ф. Анализ частот аллелей и генотипов по локусам *Vrn1–Vrn3* у яровой мягкой пшеницы // Генетика. 1986а. Т. 12, № 10. С. 2459–2468.

Стельмах А.Ф. Использование доноров доминантного аллеля локуса *Vrn3* при создании скороспелых форм яровой мягкой пшеницы для зон с повышенной температурой и недостаточным увлажнением в период налива зерна (Метод. рекомендации). Одесса: ВСГИ, 1986б. 22 с.

Стельмах А.Ф. О генетической природе типичных двуручек мягкой пшеницы // С.-х. биология. 1986в. № 2. С. 22–30.

Стельмах А.Ф. Распространение и происхождение доминантного аллеля локуса *Vrn3* у яровых сортов мягкой пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. 1986г. Вып. 2 (60). С. 26–30.

Стельмах А.Ф. Генетические эффекты локусов *Vrn1-3* и специфическое действие доминантного аллеля *Vrn3* у мягкой пшеницы // Цитология и генетика. 1987. Т. 21, № 4. С. 278–286.

Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Создание наборов почти изогенных линий по локусам *Vrn1-3* // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. 1983а. Вып. 2 (48). С. 24–28.

Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Существует ли ген *Vrn4*? // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. 1983б. Вып. 1 (47). С. 43–48.

Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Отечественные сорта яровой мягкой пшеницы – носители гена *Vrn3* // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. 1983в. Вып. 4 (50). С. 32–36.

Стельмах А.Ф., Золотова Н.А. Генетические различия по продолжительности яровизационной потребности у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. 1993. Т. 27, № 3. С. 3–6.

Стельмах А.Ф., Кучеров В.А. Создание набора почти изогенных линий по локусам системы *Ppd* (к обоснованию методики) // Генетико-цитологические аспекты селекции сельскохозяйственных растений: Сб. науч. тр. ВСГИ. Одесса, 1984. С. 85–89.

Столетова Е. Полба-эммер, *Triticum dicoccum* Schrank // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1924/1925. Т. 14, вып. 1. С. 27–98.

Суриков И.М. Главные причины нескрещиваемости видов и способы ее преодоления // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1992. Т. 148. С. 4–12.

Суриков И.М., Романова Н.П. Материалы по факториальной генетике ржи (*Secale cereale* L.). I. Наследование различий по признакам опушенности листового влагалища и озимости–яровости // Генетика. 1978. Т. 14, № 3. С. 396–405.

Таврин Э.В. Сравнительное изучение видов пшеницы зандури как компонентов для скрещивания с мягкими и твердыми пшеницами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963. 28 с.

Таврин Э.В. К происхождению вида *T. zhukovskyi* Men. et Er. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1964. Т. 36, вып. 1. С. 89–96.

Таврин Э.В. Аллополиплоидия и формообразование пшеницы // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1989. Т. 128. С. 45–52.

Таврин Э.В., Прилюк Л.В. Получение межвидовых гибридов от скрещивания мягкой пшеницы с *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk. // Генетика. 1983. Т. 19, № 8. С. 1381–1383.

Таврин Э.В., Зарубайло Т.Я., Анпилогов М.З. Наследование устойчивости к болезням при отдаленных скрещиваниях пшениц // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1964. Т. 39, вып. 1. С. 30–33.

Таврин Э.В., Зарубайло Т.Я., Губарева Н.К. О скрещиваемости *T. macha* с амфилоидом *T. palaeoscolchicum* × *T. monosocum* и *T. aestivum* // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1979. Вып. 89. С. 16–22.

Танфильев Г.И. Очерк географии и истории главнейших культурных растений. Одесса: ГИЗ Украины, Одес. отд-ние, 1923. 192 с.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 147 с.

Тахтаджян А.Л. Предисловие редактора русского перевода // Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. С. 5–9.

Твердохлеб Е.В. Скрещиваемость и фертильность гибридов между формами пшеницы – носителями субгенома G и сортами мягкой и твердой пшениц // Вісник Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна. Серія: біологія. 2009. Вип. 9. С. 89–96.

Твердохлеб Е.В. Новый морфологический признак в роде *Triticum* // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2011. Т. 15, № 4. С. 781–783.

Твердохлеб Е.В. Генетическая ценность видов и форм пшеницы – носителей субгенома G для улучшения мягкой и твердой пшеницы: Автореф. дис... канд. биол. наук. Харьков, 2012. 20 с.

Терновская Т.К. Выделение тетраплоидного компонента AABB из сортов мягкой пшеницы и его цитогенетическое изучение: Дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 1979. 147 с.

Терновская Т.К. Геном D мягкой пшеницы. Диаллельный анализ вегетативных признаков растений пшеницы // Цитология и генетика. 1994а. Т. 28, № 1. С. 33–41.

Терновская Т.К. Геном D мягкой пшеницы. Диаллельный анализ мерных признаков колоса растений пшеницы // Цитология и генетика. 1994б. Т. 28, № 2. С. 36–42.

Терновская Т.К., Антонюк М.З. Гены биохимических признаков как маркеры чужеродного генетического материала в геноме пшеницы // Цитология и генетика. 1996. Т. 30, № 3. С. 71–85.

Терновская Т.К., Жиров Е.Г. Геном D мягкой пшеницы. Генетический контроль признаков восковой налет, опушение колосковой чешуи и окраска зрелого колоса // Цитология и генетика. 1993а. Т. 27, № 3. С. 14–20.

Терновская Т.К., Жиров Е.Г. Геном D мягкой пшеницы. Генетический контроль признаков мягкость колосковой чешуи и вдавленность ее основания // Цитология и генетика. 1993б. Т. 27, № 5. С. 78–83.

Тихомирова М.М. Генетический анализ: Учеб. пособие. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. 280 с.

Толмачев И.М. К вопросу о физиологической природе стеблеобразования у озимой и сахарной свекловицы // Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племен. животноводству. М., 1929. Т. 3. С. 339–553.

Трубачеева Н.В., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г., Белова Л.И., Девяткина Э.П., Першина Л.А. Получение и изучение с применением комплекса методов молекулярного и цитогенетического анализа аллоплазматических эуплоидных ($2n = 42$) и телоцентрически дополненных линий ($2n = 42 + 2t$)

(*Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum*)–*Triticum aestivum* // Генетика. 2008. Т. 44, № 1. С. 81–89.

Туманян М.Г. К изучению хлебных злаков Ванского района // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 22, № 2. С. 297–327.

Туманян М.Г. Определитель хлебов (колосовых). Ереван: Сельхозгиз, 1933. (Цит. по: [П.А. Гандилян, 1980]).

Туманян М.Г. Происхождение пшеницы Персикум – *Tr. persicum* Vav. // Изв. АН АрмССР. Естеств. науки. 1944. № 1/2. С. 109–132.

Туманян М.Г. О происхождении ветвистых мягких пшениц // Туманян М.Г. Избр. труды. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1957. С. 62–74.

Тюмяков Н.А. Плодовитость и сравнительная морфология ржано-пшеничных гибридов уравненного типа // Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племен. животноводству (Ленинград, 10–16 янв. 1929 г.). Л., 1930. Т. 2. С. 497–508.

Тютюрев С.Л., Чмелева З.В., Мойса И.И., Дорофеев В.Ф. Изучение содержания белка и незаменимых аминокислот в зерне видов пшеницы и ее диких сородичей // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1973. Т. 52, вып. 1. С. 222–241.

Удачин Р.А. Виды и разновидности пшеницы Ирана // Вестн. с.-х. науки. 1965. № 10. С. 126–130.

Удачин Р.А. К познанию видового и разновидностного состава пшениц Ирана // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1969а. Т. 39, вып. 3. С. 135–149.

Удачин Р.А. Пшеницы Таджикистана // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1969б. Т. 40, вып. 2. С. 32–46.

Удачин Р.А. Новые данные в познании рода *Triticum* L. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1976. Т. 56, вып. 2. С. 148–150.

Удачин Р.А. Вклад К.А. Фляксбергера в познание пшениц Средней Азии // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1981. Вып. 106. С. 32–36.

Удачин Р.А. О возможном существовании *Triticum antiquorum* Неег в наши дни // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1982. Вып. 119. С. 72–73.

Удачин Р.А. К познанию гексаплоидных безлигульных пшениц Памира // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1990. Вып. 206. С. 21–26.

Удачин Р.А. Н.И. Вавилов и познание пшениц Средней Азии // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1991. Т. 140. С. 47–57.

Удачин Р.А., Мигушова Э.Ф. Новое в познании рода *Triticum* // Вестн. с.-х. науки. 1970. № 9. С. 20–24.

Удачин Р.А., Шахмедов И.Ш. Новый ветвистоколосный подвид пшеницы *T. turgidum* L. ssp. *jakubzineri* Udacz. et Schachm. // Бюлл. ВИР. 1972. Вып. 23. С. 3–4.

Удачин Р.А., Шахметов И.Ш. Пшеница в Средней Азии. Ташкент: ФАН, 1984. 136 с.

Уильямс У. Генетические основы селекции растений. М.: Колос, 1968. 448 с.

Уколов А.А., Пухальский В.А. Стадийное развитие озимой твердой пшеницы // Агробиология. 1964. № 6 (150). С. 879–888.

Уколов А.А., Хупацария Т.И., Рубец В.С., Соловьев А.А. Определитель зерновых, зернобобовых культур и кормовых трав. (Метод. пособие). М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2006. 44 с.

Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 512 с.

Фадеева Т.С., Писарева Л.А. Генные мутации и хромосомные аберрации // Генетика культурных растений. Зерновые культуры. Л.: Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1986. С. 72.

Фадеева Т.С., Соснихина С.П., Иркаева Н.М. Сравнительная генетика растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. 248 с.

Файт В.И. Генетическая система контроля различий по продолжительности яровизации у озимой пшеницы // Цитология и генетика. 2003. Т. 37, № 5. С. 69–76.

Файт В.И. Генетический контроль продолжительности яровизации сортов озимой пшеницы // Экологическая генетика. 2006а. Т. 4, № 2. С. 29–36.

Файт В.И. Изогенные линии озимой пшеницы по генам контроля продолжительности яровизации // Информ. вестн. ВОГиС. 2006б. Т. 10, № 3. С. 580–587.

Файт В.И., Стельмах А.Ф. Генетический контроль типа и скорости развития яровой пшеницы Западной Сибири. Сообщ. I. Идентификация доминантных аллелей генов типа развития // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1993а. № 2. С. 32–36.

Файт В.И., Стельмах А.Ф. Генетический контроль типа и скорости развития яровой пшеницы Западной Сибири. Сообщ. II. Анализ частот аллелей и генотипов по локусам *Vrn1-3* // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1993б. № 2. С. 36–41.

Файт В.И., Симоненко Л.К., Мокану Н.В., Попова Н.В. Хромосомная локализация генов контроля продолжительности яровизации (*Vrd*) озимой мягкой пшеницы // Генетика. 2007. Т. 43, № 2. С. 202–208.

Федоров А.К., Чельцова Л.П. Яровизация и ее загадка. Кишинев: Штиинца, 1990. 175 с.

Федоров В.С., Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). Сообщ. XI. Наследование безлигульности // Генетика. 1970. Т. 6, № 5. С. 5–14.

Филатенко А.А. Межвидовая гибридизация в роде *Triticum* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 26 с.

Филатенко А.А. Гибридизация *Triticum dicoccoides* Körn. с другими видами пшениц // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1969. Т. 39, вып. 3. С. 29–51.

Филатенко А.А., Богуславский Р.Л. О селекционной ценности пшеничных амфидиплоидов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1991. Т. 142. С. 32–35.

Филатенко А.А., Куркиев У.К. Пшеница Синской (Новый вид – *Triticum sinskajae* A. Filat. et Kurk.) // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1975. Т. 54, вып. 1. С. 239–241.

Филатенко А.А., Анфилова Н.А., Гашимов М.Э., Богуславский Р.Л. Внутривидовая структура дикорастущей палестинской полбы *Triticum dicoccoides* (Koern. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1991. Т. 142. С. 99–105.

Филимонов П.Н. Новые данные к определению центра происхождения мягкой пшеницы (*T. aestivum*) // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1992. Вып. 224. С. 6–14.

Филипченко Ю.А. Частная генетика. Ч. 1. Растения. Л.: Сеятель Е.В. Высоцкого, 1927. 240 с.

Филипченко Ю.А. Еще раз к вопросу о генах и о развитии формы колоса у пшеницы // Изв. Бюро по генетике АН СССР. 1930. № 8. С. 1–8.

- Филипченко Ю.А.** Генетика мягких пшениц. Изд. 2-е. М.: Наука, 1979. 311 с.
- Фляксбергер К.А.** Определитель разновидностей настоящих хлебов по Кернике // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1908а. Т. 1, № 3–4. С. 95–137.
- Фляксбергер К.А.** Определитель пшениц // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915. Т. 8, № 1/2. С. 9–210.
- Фляксбергер К.А.** Пшеницы России // Прил. 18-е к Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1917. Т. 10. 56 с.
- Фляксбергер К.А.** О пшеницах Хорезма (Хивы) // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1924/1925. Т. 14, вып. 5. С. 151–155.
- Фляксбергер К.А.** Пшеницы-однозернянки // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1925. Т. 15, вып. 1. С. 207–227.
- Фляксбергер К.А.** Безлигульные твердые пшеницы с острова Кипр // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1926. Т. 16, вып. 3. С. 123–145.
- Фляксбергер К.А.** Об искусственной и естественной классификации пшениц // Изв. ГИОА. 1928. Т. 6, № 2. С. 36–51.
- Фляксбергер К.А.** Безлигульные карликовые пшеницы из Рошана и пшеницы Памира // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929а. Т. 20, вып. 5. С. 93–126.
- Фляксбергер К.А.** Гербарий пшениц В.М. Черняева // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1929б. Т. 19, вып. 1. С. 359–370.
- Фляксбергер К.А.** Пшеница в мировом аспекте // Достижения и перспективы в области прикл. ботаники, генетики и селекции. Л.: ИПБиНК и ГИОА, 1929в. С. 199–214.
- Фляксбергер К.А.** Пшеницы – род *Triticum* L. pr. p. // Культурная флора СССР. Т. 1. Хлебные злаки – пшеница. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. С. 19–434.
- Фляксбергер К.А.** Пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. 296 с.
- Фляксбергер К.А.** *Triticum* L. pr.p. – Пшеница // Определитель настоящих хлебов (Пшеница, рожь, ячмень, овес). М.; Л.: ГИЗ колх. и совх. лит-ры, 1939. С. 11–236.
- Фриз де Г.** Избранные произведения. М.: Медгиз, 1932. 146 с.
- Фунтов К.А.** Эффективность некоторых методов формирования стержневых коллекций на примере пшеницы-полбы // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1998. Вып. 236. С. 40–44.
- Хакимова А.Г.** Генетический контроль белка-антигена хромосомой 3В в зерновках мягкой пшеницы // Докл. ВАСХНИЛ. 1988. № 4. С. 5–8.
- Хакимова А.Г., Гаврилюк И.П.** Компонентный и антигенный состав глиаина разных представителей *Ae. squarrosa* L. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1973. Т. 52, вып. 1. С. 193–205.
- Харлан Дж.Р.** Происхождение ячменя // Ячмень. М.: Колос, 1973. С. 9–60.
- Хейн Е.Дж., Смит Дж.С.** Селекция пшеницы // Пшеница и ее улучшение. М.: Колос, 1970. С. 296–336.
- Хинчук А.Г.** К генетике *T. timopheevi* Zhuk. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 20, вып. 1. С. 625–654.
- Хлёткина Е.К.** Геномная локализация и структурно-функциональные особенности генов биосинтеза флавоноидов пшеницы и ее сородичей: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2011. 32 с.
- Хрестоматия** по эволюционному учению / Сост. бригадой кафедры диалектики природы и эволюционного учения (бригадир М.С. Жаровская); Под ред. И.И. Презента. Л.: Кубуч, 1934. 516 с.

Цаценко Л.В. Конъюгация хромосом у гибридов пшеницы и геномно-замещенных форм Аврозис и Авродес с видами *Aegilops kotschyi* Boiss. и *Aegilops variabilis* Eig // Цитология и генетика. 1994. Т. 28, № 5. С. 6–9.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Цвелев Н.Н. Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция. Л.: Наука, 1987. 76 с. (Комаровские чтения).

Цильке Р.А. Обнаружение генов гибридной карликовости у двух сортов мягкой яровой пшеницы // Генетика. 1973. Т. 9, № 12. С. 13–17.

Цицин Н.В. Проблема пшенично-пырейных гибридов. М.: Сельхозгиз, 1937. 44 с.

Цицин Н.В. Отдаленная гибридизация растений. М.: Сельхозгиз, 1954. 332 с.

Цицин Н.В. Новый вид и новые разновидности пшеницы // Бюл. ГБС. 1960. Вып. 38. С. 38–41.

Цицин Н.В. Задачи ботанических садов в области охраны растений // Бюл. Главного бот. сада. 1975. № 95. С. 11–17.

Цицин Н.В. Теория и практика отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1981. 160 с.

Цицин Н.В., Петрова К.А. Пшенично-элимусные амфидиплоиды // Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 7–103.

Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988. 560 с.

Черняховская Е.Г. Хорасан и Сеистан // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1930. Т. 23, вып. 5. С. 1–271.

Шехурдин А.П. Новые сорта безостых твердых пшениц // Селекция и семеноводство. 1939. № 4. С. 14–15.

Шмальгаузен И.Ф. О растительных помесях: Наблюдения из Петербургской флоры. СПб., 1874. 112 с.

Штуббе Г. О связях между естественным и искусственно полученным многообразием форм и о некоторых экспериментальных исследованиях по эволюции культурных растений // Генетика. 1966. Т. 2, № 11. С. 9–30.

Штуббе Х., Беме Х., Меттин Д., Леман К. Мировая коллекция растительных ресурсов в Центральном институте генетики и исследования культурных растений в Гатерслебене // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 89–110.

Шулембаева К.К. Создание серии моносомных линий по сорту Казахстанская 126: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алмалыбак, 1985. 19 с.

Шулындин А.Ф. Генетические основы эволюции зимостойкости мягкой пшеницы // С.-х. биология. 1972. Т. 7, № 6. С. 863–872.

Шумный В.К., Першина Л.А. Отдаленная гибридизация растений // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 220–230.

Щапова А.И., Кравцова Л.А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридов. Новосибирск: Наука, 1990. 164 с.

Щапова А.И., Потапова Т.А., Кравцова Л.А. Генетическая обусловленность нерасхождения хромосом в мейозе пшенично-ржаных полигаплоидов // Генетика. 1987. Т. 23, № 3. С. 473–481.

Щеглов Н. Хозяйственная ботаника, включающая в себе описания и изображения полезных и вредных для человека растений. Ч. 1. Употребляемые в пищу человека, луговые и технологические растения. СПб.: Изд. Мед. департ. МВД, 1828. Отд. 1. Хозяйственные растения. 166 с.

Эволюционная биология: Материалы конф. “Проблема вида и видообразование” / Под ред. В.Н. Стегния. Томск: ТГУ, 2001. Т. 1. 396 с.

Эллиот Ф. Селекция растений и цитогенетика. М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 447 с.

Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с.

Эффективный метод опыления зерновых культур (Метод. рекомендации) / Сост. А.Ф. Мережко, Л.М. Эзрохин, А.Е. Юдин. Л.: ВНИИР, 1973. 11 с.

Юзепчук С.В. О принципах систематики культурных растений // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 6. С. 773–786.

Яска В. Происхождение тетраплоидных пшениц по данным электрофоретического изучения ферментов // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1974. Т. 23, № 3. С. 201–220.

Якубцинер М.М. Пшеницы Сирии, Палестины и Трансиордании и их селекционно-агрономическое значение // Прил. 53-е к Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1932. 276 с.

Якубцинер М.М. Новый вид пшеницы из Анатолии // Жуковский П.М. Земледельческая Турция (Азиатская часть – Анатолия). М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. С. 705–707.

Якубцинер М.М. О сортовых и видовых названиях твердых пшениц // Селекция и семеноводство. 1947. № 4. С. 40–46.

Якубцинер М.М. О некоторых новых видах 28 хромосомных пшениц // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1948. Т. 28, вып. 1. С. 218.

Якубцинер М.М. Ветвистая пшеница // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1950. Т. 28, вып. 3. С. 48–67.

Якубцинер М.М. Материалы к вопросу о нахождении зерен ржи в колосьях пшеницы // Агроботаника. 1952. № 1. С. 24–38.

Якубцинер М.М. К истории культуры пшеницы в СССР // Материалы по истории земледелия СССР. М.; Л.: Наука, 1956. С. 16–169.

Якубцинер М.М. К познанию пшениц Китая // Бот. журн. 1959а. Т. 44, № 10. С. 1425–1436.

Якубцинер М.М. Новые виды пшеницы // Вестн. с.-х. науки. 1959б. № 12. С. 29–41.

Якубцинер М.М. Сортовые и видовые богатства пшениц мира и их использование // Вопросы географии культурных растений и Н.И. Вавилов. М.; Л.: Наука, 1966. С. 36–53.

Якубцинер М.М. Систематика рода *Triticum* L. в свете гомологических рядов Н.И. Вавилова // Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости и его роль в растениеводстве и селекции / Сб. научн. тр. Вып. 84. Саратов, 1976. С. 41–60.

Ячмень // Культурная флора СССР. Т. 2, ч. 2. / Ред. В.Д. Кобылянский, М.В. Лукьянова. Л.: Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1990. 421 с.

Aamodt O.S. The inheritance of growth habit and resistance to stem rust in a cross between two varieties of common wheat // J. Agr. Res. 1923. Vol. 24, No. 6. P. 457–470.

Aamodt O.S. A study of growth habit and rust reaction in a cross between Marquis, Kota and Kanred wheats // Phytopathology. 1927. Vol. 17, No. 9. P. 573–609.

Abugalieva S., Turuspekov Ye. Genetic variation of *Gli-2* in Kazakh wheat cultivars // 8th Intern. Wheat conf. (St. Petersburg, 1–4 June 2010). St. Petersburg, 2010. P. 43.

Admassu B., Perović D., Friedt W., Ordon F. Genetic mapping of the stem rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Eriks. & E. Henn) resistance gene *Sr13* in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2011. Vol. 122. P. 643–648.

Adonina I.G., Salina E.A., Pestsova E.G., Röder M.S. Transferability of wheat microsatellites to diploid *Aegilops* species and determination of chromosomal localizations of microsatellites in the S genome // Genome. 2005. Vol. 48. P. 959–970.

Ahn S., Anderson J.A., Sorrells M.E., Tankley S.D. Homoeologous relationships of rice, wheat and maize chromosomes // Molec. Gen. Genom. 1993. Vol. 241, No. 5/6. P. 483–490.

Åkerman Å., MacKey J. Försök till stegrande av vervetets avkastning. II. Korsningar mellan ver-och höstvete: Beskrivnin av Svalöfs Ellavervete // Sveriges Utsades Forenings Tidskrift. 1949. Bd. 59. S. 105–117. (in Swed.).

Akhunov E.D., Akhunova A.R., Dvořák J. BAC libraries of *Triticum urartu*, *Aegilops speltoides* and *Ae. tauschii*, the diploid ancestors of polyploid wheat // Theor. Appl. Genet. 2005. Vol. 111. P. 1617–22.

Alefeld F. Landwirtschaftliche Flora oder die nutzbaren kultivirten Garten- und Feldgewächse Mitteleuropa's in allen ibren wilden und Kulturvarietäten für Landwirthe, Gartner, Gartenfreunde und Botaniker insbesondere für landwirtschaftliche Lehraltan. Berlin, 1866. 363 s.

Alfares W., Bouguennec A., Balfourier F., Gay G., Bergus H., Vautrin S., Sourdille P., Bernard M., Feuillet C. Fine mapping and marker development for the crossability gene *SKR* on chromosome 5BS of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Genetics. 2009. Vol. 183. P. 469–481.

Aliyeva A.J., Aminov N.K. Inheritance of the branching in hybrid populations among tetraploid wheat species and the new branched spike line 166-Schakheli // Genet. Resour. Crop Evol. 2011. Vol. 58. P. 621–628.

Allaby R.G., Brown T.A. Identification of a 5S rDNA spacer type specific to *Triticum urartu* and wheats containing the *T. urartu* genome // Genome. 2000. Vol. 43. P. 250–254.

Allan R.E., Vogel A.O. F₁ monosomic analysis involving a smooth-awn durum wheat // Wheat Inform. Serv. 1960. Vol. 11. P. 3–4

Allard H.A. Gigantism in *Nicotiana tabacum* and its alternative inheritance // Amer. Nat. 1919. Vol. 53, No. 626. P. 218–233.

Ammerman A.J., Cavalli-Sforza L.L. The Neolithic transition and the genetics of populations in Europe. Princeton: Princeton Univ. Press, 1984. 176 p.

Anderson E. Introgressive hybridization. N.-Y.: Wiley and sons, 1949. 109 p.

Andrews A.C. The genetic origin of spelt and related wheats // Der Züchter. 1964. Bd. 34. S. 17–22.

Apostol B.L., Black W.C., Miller B.R., Reiter P., Beaty B.J. Estimation of the number of full sibling families at an oviposition site using RAPD-PCR marker: applications to the mosquito *Aedes aegypti* // Theor. Appl. Genet. 1993. Vol. 86. P. 991–1000.

Araus J.L., Slafer G.A., Romagosa I., Molist M. FOCUS: estimated wheat yields during the emergence of agriculture based on the carbon isotope discrimination of grains: evidence from a 10th millennium BP site on the Euphrates // J. Archaeol. Sci. 2001. Vol. 28. P. 341–350.

Asakura N., Mori N., Nakamura C., Ohtsuka I. Genotyping of the *Q* locus in wheat by a simple PCR-RFLP method // Gen. Genet. Syst. 2009. Vol. 84. P. 233–237.

Ascherson P., Graebner P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898–1902. Bd. 2. Abt. 1. 795 s.

Ausemus E.R., Harrington I.B., Reitz L.P., Worzella W.W. A summary of genetic studies in hexaploid and tetraploid wheats // J. Amer. Soc. Agron. 1946. Vol. 38. P. 1082–1099.

Badaeva E.D., Friebe B., Gill B.S. Genome differentiation in *Aegilops*. 2. Physical mapping of 5S and 18S–26S ribosomal RNA gene families in diploid species // Genome. 1996. Vol. 39. P. 1150–1158.

Badaeva E.D., Dedkova O.S., Gay G., Pukhalskyi V.A., Zelenin A.V., Bernard S., Bernard M. Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution // Genome. 2007. Vol. 50. P. 907–926.

Bagnara D., Rossi L. A liguleless mutation radioinduced in *Triticum durum* Desf. // Wheat Inf. Serv. 1972. No. 33/34. P. 1–3.

Bai D., Knott D.R. Suppression of rust in bred wheat (*Triticum aestivum* L.) by D-genome chromosome // Genome. 1992. Vol. 35. P. 276–282.

Baker E.P., McIntosh R.A. Chromosome translocations identified in varieties of common wheat // Canad. J. Genet. Cytol. 1966. Vol. 8, No. 3. P. 592–599.

Bariana H.S., Brown G.N., Ahmed N.U., Khatkar S., Conner R.L., Welings C.R., Haley S., Sharp P.J., Laroche A. Characterisation of *Triticum var. vilovii*-derived stripe rust resistance using genetic, cytogenetic and molecular analyses and its marker-assisted selection // Theor. Appl. Genet. 2002. Vol. 104. P. 315–320.

Barker G. Prehistoric farming in Europe. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1985. 335 p.

Barkworth M.E. Taxonomy of the *Triticeae*: a historical perspective // Hereditas. 1992. Vol. 116. P. 1–14.

Barkworth M.E., Bothmer R. von. Scientific names in the *Triticeae* / C. Feuillet, G.J. Muehlbauer (Eds.). Genetics and Genomics of the *Triticeae* // Plant Genetics and Genomics: Crops and Models. 2009. Vol. 7, DOI 10.1007/978-0-387-77489-3_1

Barkworth M.E., Anderton L.K., Capels K.M., Long S. (Eds.) Flora of North America; North of Mexico. Vol. 24: *Magnoliophyta: Commelinidae* (in part): *Poaceae*, part 1. Oxford: Oxford University Press, 2007.

Barrett B., Bayram M., Kidwell K. Identifying AFLP and microsatellite markers for vernalization response gene *Vrn-B1* in hexaploid wheat using reciprocal mapping populations // Plant Breed. 2002. Vol. 121. P. 400–406.

Bayle-Barelle G. Monografia Agronomica dei Cereali. Milano: G. Silvestri, 1809. 209 p.

Beales J., Turner A., Griffiths S., Snape J.W., Laurie D.A. A *Pseudo-Response Regulator* is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2007. Vol. 115. P. 721–733.

Becker A., Theissen G. The major clades of MADS-box genes and their role in the development and evolution of flowering plants // Mol. Phylogenet. Evol. 2003. Vol. 29. P. 464–489.

Beijerinck M.W. Über die Bastarde zwischen *Triticum monococcum* × *Triticum dicoccum* // Nederl. Krint. Arch., II Serv. 1884. S. 189–255.

Belyayev A., Kalendar R., Brodsky L., Nevo E., Schulman A.H., Raskina O. Transposable elements in a marginal plant population: temporal fluctuations provide new insights into genome evolution of wild diploid wheat // Mobile DNA. 2010. Vol. 1. P. 6.

Bentley A.R., Turner A.S., Gosman N., Leigh J., Maccaferri M., Dreisigacker S., Greenland A., Laurie D.A. Frequency of photoperiod-insensitive *Ppd-A1a* alleles in tetraploid, hexaploid and synthetic hexaploid wheat germplasm // Plant Breeding. 2011. Vol. 130. P. 10–15.

Berry G.J., Salisbury P.A., Halloran G.M. Expression of vernalization genes in near-isogenic wheat lines. Duration of vernalization period // Ann. Bot. 1980. Vol. 46. P. 235–241.

Bhattacharyya N.K., Evans L.E., Jenkins B.C. Karyotype analysis of the individual 'Dakold' fall rye chromosomes to 'Kharkov' winter wheat // Canad. J. Genet. Cytol. 1961. Vol. 2. P. 286–277.

Bieberstein F.A.F. Marschall von. Beschreibung der Länder zwischen den Flüssen Terek und Kur am caspischen Meere. Mit einen botanischen Anhang. Frankfurt, 1800. S. 81.

Biffen R.H. Mendel's law of inheritance and wheat breeding // J. Agr. Sci. 1905. Vol. 1. P. 4–48.

Biffen R.H. Studies of the inheritance of disease resistance // J. Agr. Sci. 1907. Vol. 2. P. 109–128.

Biffen R.H. The suppression of characters on crossing // J. Genet. 1916. Vol. 5. P. 225–228.

Blanko A., Bellomo M.P., Cenci A., De Giovanni C., D'Ovidio R., Iacono E., Laddomada B., Pagnotta M.A., Porceddu E., Sciancalepore A., Simeone R., Tanzarella O.A. A genetic linkage map of durum wheat // Theor. Appl. Genet. 1998. Vol. 97. P. 721–728.

Blaringhem L. Sur la production d'hybrides entre l'engrain (*Triticum monococcum* L.) et différents blés cultivés // Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris). 1914. Vol. 158. P. 346–349.

Blumler M.A. Introgression of durum in to wild emmer and the agricultural origin question / Eds. Damania A.B., Valkoun J., Willcox G., Qualset C.O. // The origins of agriculture and crop domestication. Aleppo, Syria: ICARDA, 1998. P. 252–268.

Boissier E. Diagnoses Plantarum Orientalium novarum. Sér.1, Vol. 2, fasc. 13. Lipsiae & Parisiis, 1854. 114 p.

Boissier E. Flora orientalis sive enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum. Vol. 5. Basel, 1884. 868 p.

Bonnin I., Rousset M., Madur D., Sourdille P., Dupuits C., Brunel D., Goldringer I. FT genome A and D polymorphisms are associated with the variation of earliness components in hexaploid wheat // Theor. Appl. Genet. 2008. Vol. 116. P. 383–394.

Bordbar F., Rahiminejad M.R., Hojjatollah S., Blattner F.R. Phylogeny and genetic diversity of D-genome species of *Aegilops* and *Triticum* (*Triticeae*, *Poaceae*) from Iran based on microsatellites, ITS, and *trnL-F* // Plant Syst. Evol. 2011. Vol. 291. P. 117–131.

Borsch Th., Quandt D. Mutational dynamics and phylogenetic utility of non-coding chloroplast DNA // Plant Syst. Evol. 2009. Vol. 282. P. 169–199.

Bottley A., Koeber R.M.D. Variation for homoeologous gene silencing in hexaploid wheat // Plant J. 2008. Vol. 56. P. 297–302.

Bowden W.M. The taxonomy and nomenclature of the wheat, barley, and rye and their wild relatives // Canad. J. Bot. 1959. Vol. 37. P. 657–684.

Boyd W.J.R. Studies with substitution lines // EWAC Newsletter. 1974. No. 4. P. 66.

Bozzini A., Giorgi B. Genetic analysis of tetraploid and hexaploid wheat by utilisation of monopentaploid hybrids // *Theor. Appl. Genet.* 1971. Vol. 41. P. 67–74.

Bozzini A., Cantagalli P., Piazzzi S.E., Sordi S. An immunochemical approach to species relationship in *Triticinae* // *Proceed. 4th Intern. Wheat Genet. Symp.* Columbia, USA, 1973. P. 61–70.

Breiman A. Mitochondrial DNA diversity in the genera of *Triticum* and *Aegilops* revealed by Southern blot hybridization // *Theor. Appl. Genet.* 1987. Vol. 73. P. 563–570.

Brickell C.D., Alexander C., David J.C., Hetterscheid W.L.A., Leslie A.C., Malecot V., Jin X. International Code of Nomenclature for Cultivated Plants (8th ed.) // *Scripta Hort.* 2009. Vol. 10. P. 1–204.

Brooking I.R., Jamieson P.D. Temperature and photoperiod response of vernalization in near-isogenic lines of wheat // *Field Crops Research.* 2002. Vol. 79. P. 21–38.

Brown A.H.D. Core collections: a practical approach to genetic resources management // *Genome.* 1989. Vol. 31. P. 818–824.

Brown A.H.D. The case for core collections // *The use of plant genetic resources* / A.H.D. Brown, O.H. Frankel, D.R. Marshall, J.T. Williams (Eds.). Cambridge: Cambridge University Press, 1989. P. 135–156.

Brown A.H.D., Schoen D.J. Optimal sampling strategies for core collections of plant genetic resources // *Conservation genetics.* Basel: Birkhauser Verlag, 1994. P. 357–370.

Brown T.A. How ancient DNA may help in understanding the origin and spread of agriculture // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 1999. Vol. 354. P. 89–98.

Büren M. von. Polymorphism in two homeologous α -gliadin genes and the evolution of cultivated wheat // *Genet. Res. Crop Evol.* 2001. Vol. 48. P. 205–220.

Büren M. von, Lüthy J., Hübner P. A spelt-specific γ -gliadin gene: discovery and detection // *Theor. Appl. Genet.* 2000. Vol. 100. P. 271–279.

Buschuk W. Wheat breeding for end-product use // *Euphytica.* 1998. Vol. 100, No. 1/3. P. 137–145.

Byan W.E., Pressley E.H. Plant breeding // *Ann. Rep. Agr. Exp. Station Univ. Arisona.* 1921. Vol. 32. P. 601–605.

Cahalan C., Law C.N. The genetical control of cold resistance and vernalization requirement in wheat // *Heredity.* 1979. Vol. 42, No. 2. P. 125–132.

Câmara A. Chromosomes dos trigos hexaploides // *Agronomia. Lusitana, Columbia.* 1944. Vol. 6, No. 3.

Cantrell R.G. Breeding and genetics of durum wheat // *Plant Breed. Rev.* 1987. Vol. 5. P. 11–40.

Cao W., Scoles G.L., Hucl P. The genetics of rachis fragility and glume tenacity in semi-wild wheat // *Euphytica.* 1997. Vol. 94. P. 119–124.

Cao W., Scoles G., Hucl P., Chibbar R.N. Phylogenetic relationships of five morphological groups of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) based on RAPD analysis // *Genome.* 2000. Vol. 43. P. 724–727.

Carvalho F.I.F. de, Qualset C.O. Genetic variation for canopy architecture and its use in wheat breeding // *Crop Sci.* 1978. Vol. 18. P. 561–567.

Catalogue of *Aegilops-Triticum* germ-plasm preserved in Kyoto University. Kyoto: Plant Germ-Plasm Institute, 1997/1998. No. 2. 309 p. (with Supplement. 41 p.)

Cenci A., Chantret N., Kong X., Gu Y., Anderson O.D., Fahima T., Distelfeld A., Dubcovsky J. Construction and characterization of a half million clone

BAC library of durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. *durum*) // Theor. Appl. Genet. 2003. Vol. 107. P. 931–939.

Chalmers K.J., Campbel A.W., Kretschmer J. et al. Construction of three linkage maps in bread wheat, *Triticum aestivum* // Aust. J. Agr. Res. 2001. Vol. 52. P. 1089–1119.

Chandraratna M.F. Genetics of photoperiodic sensitivity of rice // J. Genet. 1955. Vol. 53, No. 2. P. 215–223.

Chantret N., Salse J., Sabot F., Rahman S., Bellec A., Laubin B., Dubois I., Dossat C., Sourdille P., Joudrier Ph., Gautier M.-F., Cattolico L., Beckert M., Aubourg S., Weissenbach J., Caboche M., Bernard M., Leroy P., Chalhou B. Molecular basis of evolutionary events that shaped the hardness locus in diploid and polyploid wheat species (*Triticum* and *Aegilops*) // Plant Cell. 2005. Vol. 17. P. 1033–1045.

Chao S.P., Sharp P.J., Worland A.J., Warham E.J., Koebner R.M.D., Gale M.D. RFLP-based genetic maps of wheat homoeologous group 7 chromosome // Theor. Appl. Genet. 1989. Vol. 78. P. 493–504.

Chen K., Gray J.C., Wildman S.G. Fraction I protein and the origin of polyploid wheats // Science. 1975. Vol. 190. P. 1304–1306.

Chen P.D., Lui D.J., Pei G.Z., Qi L.L., Huang L. The chromosome constitution of three endemic hexaploid wheats in Western China // Proceed. 7th Intern. Wheat Genet. Symp. Cambridge, 1988. Vol. 1. P. 75–80.

Chen Q., Sun Y., Dong Y. Cytogenetic studies on interspecific hybrids of Xinjiang wheat // Acta Agron. Sin. 1985. Vol. 11. P. 23–28.

Chen Q.-F. Inheritance of disarticulation derived from some hexaploid brittle rachis wheat // Genet. Res. Crop Evol. 2001. Vol. 48, No. 1. P. 21–25.

Chen Q.-F., Yen C., Yang J.-L. Chromosomal location of the gene for the hulled character in the Tibetan weederace of common wheat // Genet. Res. Crop Evol. 1999. Vol. 46. P. 543–546.

Chennaveeraiah M.S. Kariomorphologic and cytotaxonomic studies in *Aegilops* // Acta Horti Gotoburgen. 1960. Vol. 23. P. 85–178.

Chojeski A.J.S., Gale M.D. Genetic control of glucose phosphate isomerase in wheat and related species // Heredity. 1982. Vol. 49. P. 337–347.

Chojeski A.J.S., Gale M.D., Holt L.M., Payne P.I. The interchromosomal mapping of a glucose phosphate isomerase structural gene, using allelic variation among stocks of Chinese Spring wheat // Genet. Res. (Camb.). 1983. Vol. 41. P. 221–226.

Chu C.G., Tan C.T., Yu G.T., Zhong S., Xu S.S., Yan L. A novel retrotransposon inserted in the dominant *Vrn-B1* allele confers spring growth habit in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) // G3: Genes, Genomes, Genetics. 2011. Vol. 1. P. 637–645.

Clark J.A. Segregation and correlated inheritance in crosses between Kota and Hard Federation wheats for rust and disease resistance // J. Agr. Res. 1924. Vol. 1. P. 1–47.

Clark J.A., Hooker J.R. Segregation and correlated inheritance in crosses between Kota and Hard Federation crosses, with factors for yield and quality of wheat in Montana // USDA Bull. 1926. Vol. 1403. 71 p.

Cockram J., Mackay I.J., O'Sullivan D.M. The role of double-stranded break repair in the creation of phenotypic diversity at cereal *VRN1* loci // Genetics. 2007. Vol. 177. P. 2535–2539.

Cook O.F. Wild wheat in Palestine // USDA Bureau of Plant Industry Bull. 1913. No. 274. (56 p. + 15 plates.)

Cooper H.P. The inheritance of the spring and winter growing habit in crosses between typical spring and typical winter wheats, and the response of wheat plants to artificial light // *J. Amer. Soc. Agr.* 1923. Vol. 15, No. 1. P. 15–25.

Crumpacker D.W., Allard R.W. A diallel cross analysis of heading date in wheat // *Hilgardia*. 1962. Vol. 32, No. 6. P. 275–318.

Damania A.B., Pecetti L., Jana S. Evaluation for useful genetic traits in primitive and wild wheats // *Wheat genetic recourses: Meeting diverse needs* / Eds. J.P. Srivastava, A.B. Damania. ICARDA, 1990. P. 57–63.

Danyluk J., Kane N.A., Breton G., Limin A.E., Fowler D.B., Sarhan F. *TaVRT-1*, a putative transcription factor associated with vegetative to reproductive transition in cereals // *Plant Physiology*. 2003. Vol. 132. P. 1849–1860.

Dass H.C. Phylogenetic affinities in *Triticinae* studied by thin-layer chromatography // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1972. Vol. 14, No. 3. P. 703–712.

Davidson J.L., Christian K.R., Jones D.B., Bremner P.M. Responses of wheat to vernalisation and photoperiod // *Aust. J. Agr. Res.* 1985. Vol. 36. P. 347–359.

Davoyan R.O., Ternovskaya T.K. Use of a synthetic hexaploid *Triticum miguschovae* for transfer of leaf rust resistance to common wheat // *Euphytica*. 1996. Vol. 89, No. 1. P. 99–102.

De Moulins D. Les restes de plantes carbonisé'es de Cafer Höyük // *Cahiers de l'Euphrate*. 1993. Vol. 7. P. 191–234.

De Wet J.M.J. Species concepts and systematics of domesticated cereals // *Kulturpflanze*. 1981. Bd. 19. S. 177–198.

Devos K.M., Gale M.D. Comparative genetics in the grasses // *Plant Molecular Biology*. 1997. Vol. 35 (1/2). P. 3–15.

Devos K.M., Dubkovsky J., Dvořák J., Chinoy C.N., Gale M.D. Structural evolution of wheat chromosomes 4A, 5A, and 7B and its impact on recombination // *Theor. Appl. Genet.* 1995. Vol. 91. P. 282–288

Devos K.M., Sorrells M.E., Anderson J.A., Miller T.E., Reader S.M., Lukaszewski A.J., Dubkovsky J., Sharp P.J., Faris J., Gale M.D. Chromosome aberrations in wheat nullisomic-tetrasomic and ditelosomic lines // *Cereal Res. Comm.* 1999. Vol. 27, No. 3. P. 231–239.

Desfontaines R.L. *Flora Atlantica, sive Historia Plantarum, quae in Atlante, Agro Tunetano et Algeriensi crescunt*. Vol. 1. Paris, 1798. 160 p.

Dhaliwal H.S. Basis of difference between reciprocal crosses involving *Triticum boeoticum* and *T. urartu* // *Theor. Appl. Genet.* 1977. Vol. 49, No. 6. P. 283–286.

Dhaliwal H.S., Johnson B.L. Diploidization and chromosomal pairing affinities in the tetraploid wheats and their putative amphiploid progenitor // *Theor. Appl. Genet.* 1982. Vol. 61. P. 117–123.

Distelfeld A., Tranquilli G., Li C., Yan L., Dubcovsky J. Genetic and molecular characterization of the *VRN2* loci in tetraploid wheat // *Plant Physiology*. 2009. Vol. 149. P. 245–257.

Dobrovolskaya O., Martinek P., Voylokov A.V., Korzun V., Röder M.S., Börner A. Microsatellite mapping of genes that determine supernumerary spikelets in wheat (*T. aestivum*) and rye (*S. cereale*) // *Theor. Appl. Genet.* 2009. Vol. 119, No. 5. P. 867–874.

Dobrovolskaya O., Boeuf C., Salse J., Pont C., Sourdille P., Bernard M., Salina E. Microsatellite mapping of *Ae. speltooides* and map-based comparative analysis of the S, G, and B genomes of *Triticeae* species // *Theor. Appl. Genet.* 2011. Vol. 123. P. 1145–1157.

- Doebley J., Stec A., Hubbard L.** The evolution of apical dominance in maize // *Nature*. 1997. Vol. 386. P. 485–488.
- Doebley J.F., Gaut B.S., Smith B.D.** The molecular genetics of crop domestication // *Cell*. 2006. Vol. 127. P. 1309–1321.
- Dong Y., Zheng D., Qiao D., Zeng X., En Z., Chen X.** Expedition and investigation of Yunnan wheat (*Triticum aestivum* ssp. *yunnanense* King) // *Acta Agr. Sinica*. 1981. Vol. 7, No. 3. P. 145–152. (In Chinese with Engl. Summary).
- Driscoll C.J.** Gene-centromere distances in wheat by aneuploid F₂ observations // *Genetics*. 1966. Vol. 54. P. 131–135.
- Driscoll C.J., Jensen N.F.** Chromosomes associated with waxlessness, awnlessness and time of maturity of common wheat // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1964. Vol. 6, No. 2. P. 324–333.
- Driscoll C.J., Sears E.R.** Mapping of wheat-rye translocation // *Genetics*. 1965. Vol. 51. P. 439–443.
- Dubcovsky J., Dvořák J.** Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication // *Science*. 2007. Vol. 316. P. 1862–1866.
- Dubcovsky J., Lijavetzky D., Appendino L., Tranquilli G.** Comparative RFLP mapping of *Triticum monococcum* genes controlling vernalization requirement // *Theor. Appl. Genet.* 1998. Vol. 97, No. 5/6. P. 968–975.
- Dubcovsky J., Ordon F., Perovic D., Admassu B., Friedt W., Abate Z., Zhang W., Chao S.** Conflicting mapping results for stem rust resistance gene *Sr13* // *Theor. Appl. Genet.* 2011. Vol. 122. P. 659.
- Dumortier B.C.** Observations sur les Graminées de la Flore Beligiques. Tournay: J. Casterman, 1823. 146 p.
- Dvořák J.** The relationship between the genome of *Triticum urartu* and the A and B genomes of *Triticum aestivum* // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1976. Vol. 18. P. 371–377.
- Dvořák J., Akhunov E.D.** Tempos of deletions and duplications of gene loci in relation to recombination rate during diploid and polyploid evolution in the *Aegilops-Triticum* alliance // *Genetics*. 2005. Vol. 171. P. 323–332.
- Dvořák J., Chen K.S.** Distribution of nonstructural variation between wheat cultivars along chromosome arm 6Bp: evidence from the linkage map and physical map of the arm // *Genetics*. 1984. Vol. 106. P. 325–333.
- Dvořák J., Zhang H.-B.** Variation in repeated nucleotide sequences sheds light on phylogeny of the wheat B and G genomes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1990. Vol. 87. P. 9640–9644.
- Dvořák J., McGuire P.E., Cassidi B.** Apparent sources of the A genomes of wheat inferred from polymorphism in abundance and restriction fragment length of repeated sequences // *Genome*. 1988. Vol. 30. P. 680–689.
- Dvořák J., Resta P., Kota R.S.** Molecular evidences on the origin of wheat chromosomes 4A and 4B // *Genome*. 1990. Vol. 33, No. 1. P. 30–39.
- Dvořák J., Diterlizzi P., Zhang H.-B., Resta P.** The evolution of polyploid wheats: identification of the A genome donor species // *Genome*. 1993. Vol. 36. P. 21–31.
- Dvořák J., Akhunov E.D., Akhunov A.R., Deal K.R., Luo M.-C.** Molecular characterization of a diagnostic DNA marker for domesticated tetraploid wheat provides evidence for gene flow from wild tetraploid wheat to hexaploid wheat // *Mol. Biol. Evol.* 2006. Vol. 23. P. 1386–1396.
- Dyck P.L., Kerber E.R., Lukow O.M.** Chromosome location and linkage of a new gene (*Lr33*) for reaction in common wheat // *Genome*. 1987. Vol. 29, No. 3. P. 463–466.

Efremova T.T., Arbuzova V.S., Leonova I.N., Makhmudova K. Multiple allelism in the *Vrn-B1* locus of common wheat // *Cereal Res. Comm.* 2011. Vol. 39. P. 12–21.

Eig A. Monographisch-kritische Übersicht der Gattung *Aegilops* // *Reperitorium specierum novarum regni vegetabilis, Beihefte.* Berlin, 1929. Bd. 55. S. 1–228.

Ellis T.H.N., Poyser S.J. An integrated and comparative view of pea genetic and cytogenetic maps // *New Phytologist.* 2002. Vol. 153. P. 17–25.

Ellstrand N.C. Dangerous liaisons: when crops mate with their wild relatives. Baltimore, MD: Johns Hopkins Univ. Press, 2003. 247 p.

Emerson R.A., Beadle G.W., Fraser A.C. A summary of linkage studies in maize // *Cornell Univ. Agr. Exp. Station Memoir*, 1935. 180 p.

Endo T.R. On the *Aegilops* chromosome having gametocidal action on common wheat // *Proceed. 5th Intern. Wheat Genetics Symp.* New Delhi, 1979. P. 306–314.

Endo T.R. Induction of chromosomal structural changes by chromosome of *Aegilops cylindrica* L. in common wheat // *J. Hered.* 1988. Vol. 79. P. 366–370.

Endo T.R., Gill B.S. The deletion stocks of common wheat // *J. Hered.* 1996. Vol. 87. P. 295–307.

Endo T.R., Mukai Y. Chromosome mapping of a speltoid suppression gene of *Triticum aestivum* L. based on partial deletions in the long arm of chromosome 5A // *Japan. J. Genet.* 1988. Vol. 63. P. 501–505.

Engledow F.L. The inheritance of glume-length and grain-length in wheat crosses // *J. Genet.* 1920. Vol. 10. P. 109–134.

Engledow F.L. The inheritance of glume-length in wheat crosses // *J. Genet.* 1923. Vol. 13. P. 79–100.

Engledow F.L. Inheritance in barley. III. The awn and lateral floret (continued): fluctuation: a linkage: multiple allelomorphs // *J. Genet.* 1924. Vol. 14. P. 49–87.

Engledow F.L., Hutchinson J.B. Inheritance in wheat. II. *T. turgidum* × *T. durum* crosses, with notes on the solidness of straw // *J. Genet.* 1926. Vol. 16, No. 1. P. 19–32.

Enomoto N. On the physiological difference between the spring and winter types in wheat and barley // *J. Imp. Agr. Exp. Station Tokyo.* 1929. Vol. 1 (2). P. 107–138.

Fabre E. Des *Aegilops* du Midi de la France et de leur transformation [en *Triticum* (blé cultivé)] // *Extraits des proces verbaux des séances de l'Acad. des Sciences et Lettres de Montpellier*, 1852. 20 p. (переиздано в Bonplandia. 1954. Vol. 2. P. 208–213).

Faris J.D., Gill B.S. Genomic targeting and high-resolution mapping of the domestication gene *Q* in wheat // *Genome.* 2002. Vol. 45. P. 706–718.

Faris J.D., Friebe B., Gill B.S. Wheat genomics: exploring the polyploid model // *Current Genomics.* 2002. Vol. 3. P. 577–591.

Faris J.D., Fellers J.P., Brooks S.A., Gill B.S. A bacterial artificial chromosome contig spanning the major domestication locus *Q* in wheat and identification of a candidate gene // *Genetics.* 2003. Vol. 164. P. 311–321.

Farrer W. The making and improvement of wheats for Australian conditions // *Agr. Gaz. N.S. Wales.* 1898. Vol. 9, No. 2. P. 131–168.

Fedak G., Perry J. Chromosome of Chinese Spring wheat carrying genes for crossability with Betzes barley // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1982. Vol. 24, No. 2. P. 227–233.

Feldman M. Identification of unpaired chromosomes in F_1 hybrids involving *Triticum aestivum* and *T. timopheevii* // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1966. Vol. 8, No. 1. P. 144–151.

Feldman M. New evidence on the origin of the B genome of wheat // *Proceed. 5th Intern. Wheat Genet. Symp.* New Delhi, India, 1978. Vol. 1. P. 120–132.

Feldman M. Origin of cultivated wheat // *The world wheat book: A history of wheat breeding* / A.P. Bonjean, W.J. Angus (Eds.). L.; P.; N.Y., 2001. P. 3–56.

Feldman M., Kislev M. *Aegilops searsii*, a new species of section *Sitopsis* (*Platyschys*) // *Israel J. Bot.* 1977. Vol. 26. P. 190–201.

Feldman M., Sears E.R. The wild gene resources of wheat // *Sci. Amer.* 1981. Vol. 244. P. 102–112.

Filatenko A., Grau M., Knüpfner H., Hammer K. Discriminating characters of diploid wheat species // *Proceed. 4th Intern. Triticeae Symp.* Sept. 10–12, Cordoba, Spain, 2002. P. 153–156.

Filatenko A.A., Hammer K., Al Khanjari S., Buerkert A. Six new botanical varieties of *Triticum* from Oman // *Genet. Resour. Crop. Evol.* 2010. Vol. 57. P. 1135–1139.

Fiori A., Paoletti G. *Flora analitica d'Italia ossia descrizione delle piante vascolari indigene inselvatichite e largamente coltivate in Italia disposte per quadri analitici.* Padova: Tipografia del Seminario, 1896. Vol. 1. P. 107–108.

Flaksberger C. *Eutriticum* verschiedener Länder in Herbarien und Kollektionen von Deutschland, Österreich, Frankreich, Dänemark und Schweden. II. // *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis.* 1930. Bd. 27. S. 241–253.

Flood R.G. Genetics and physiology of vernalization response in wheat: PhD Thesis. Univ. Melbourne, 1983. 274 p.

Flood R.G., Halloran G.M. The influence of certain chromosome of the hexaploid wheat cultivar Thatcher on time to ear emergence in Chinese Spring // *Euphytica.* 1983. Vol. 32. P. 121–124.

Flood R.G., Halloran G.M. Genetics and physiology of vernalization response in wheat // *Adv. Agron.* 1986. Vol. 39. P. 87–125.

Florell V.H. Studies of certain characters in wheat back crosses // *J. Agr. Res.* 1931. Vol. 43, No. 6. P. 475–498.

Forsskål P. *Flora Aegyptiaco – Arabica.* Havniae, 1775. 219 p.

Franke R., Nestrowicz R., Senula A., Staat B. Intergeneric hybrids between *Triticum aestivum* and wild *Triticeae* // *Hereditas.* 1992. Vol. 116. P. 225–231.

Frankel O.H. Genetic perspective of germplasm conservation / Eds. W. Arber, K. Llimensee, W.J. Peacock, P. Stralinger // *Genetic Manipulations: Impact on Man and Society.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984. P. 161–170.

Frary A., Doğanlar S. Comparative genetics of crop plant domestication and evolution // *Turk. J. Agric. For.* 2003. Vol. 27. P. 59–69.

Freeman G.F. The heredity of quantitative characters in wheat // *Genetics.* 1919. Vol. 6, No. 1. P. 1–93.

French D.H., Hillman G.C., Payne S., Payne R.J. Excavations at Can Hasan III 1969–1970 / E.S. Higgs (Ed.) // *Papers in Economic Prehistory.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1972. P. 181–190.

Friebe B., Gill B.S. C-band polymorphism and structural rearrangements detected in common wheat (*Triticum aestivum*) // *Euphytica.* 1994. Vol. 78. P. 1–5.

Friebe B., Cermeno M.C., Zeller F.J. C-banding polymorphism and the analysis of nucleolar activity in *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy, its added chromosomes to hexaploid wheat and the amphiploid *Triticum dicoccum*-*D. villosum* // Theor. Appl. Genet. 1987. Vol. 73. P. 337–342.

Friebe B., Qi L.L., Nasuda S., Zhang P., Tuleen N.A., Gill B.S. Development of a complete set of *Triticum aestivum*-*Aegilops speltoides* chromosome addition lines // Theor. Appl. Genet. 2000. Vol. 101. P. 51–58.

Friebe B., Raupp W.J., Gill B.S. Alien genes in wheat improvement // Wheat in a global environment / Z. Bedö and L. Láng (Eds.). Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 2001. P. 709–720.

Fruwirth C. Die Umzüchtung von Wintergetreide im Sommergetreide // Z. Pflanzenzüchtung. 1918. Bd. 6, No. 1. S. 1–46.

Fu D., Szücs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., von Zitzewitz J., Hayes P.M., Dubcovsky J. Large deletions within the first intron in *VRN1* are associated with spring growth habit in barley and wheat // Mol. Gen. Genom. 2005. Vol. 273. P. 54–65.

Fu Y.B., Somers D.J. Genome-wide reduction of genetic diversity in wheat breeding // Crop Sci. 2009. Vol. 49. P. 161–198.

Fuller D.Q. Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World // Annals of Botany. 2007. Vol. 113. P. 903–924.

Gaines E.F. Inheritance in wheat, barley and oat hybrids // Agr. Exp. Station Wash. Bull. 1917. Vol. 135. P. 3–61.

Gaines E.F. Inheritance of growth habit in winter and spring wheat hybrids // Northwest Sci. 1928. Vol. 2. P. 59–63.

Gaines E.F., Singleton H.P. Genetics of Marquis × Turkey wheat in respect to bunt resistance, winter habit and awnlessness // J. Agr. Res. 1926. Vol. 32, No. 2. P. 165–181.

Gale M.D., Miller T.E. Introduction of alien variation in wheat // Wheat breeding: Its scientific basis / Ed. F.G.H. Lupton. L.: Chapman and Hall, 1987. P. 173–210.

Galiba G., Quarrie S.A., Sutka J., Morgounov A., Snape J.W. RFLP mapping of the vernalization (*Vrn1*) and frost resistance (*Fr1*) genes on chromosome 5A of wheat // Theor. Appl. Genet. 1995. Vol. 90. P. 1174–1179.

Galili G., Feldman M. Intergenic suppression of endosperm protein genes in common wheat // Canad. J. Genet. Cytol. 1984a. Vol. 26, No. 6. P. 651–656.

Galili G., Feldman M. Mapping of glutenin and gliadin genes located on chromosome 1B of common wheat // Mol. Gen. Genom. 1984b. Vol. 193, No. 2. P. 293–298.

Gasner W.W., Allard H.A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on the growth and reproduction in plant // J. Agr. Res. 1920. Vol. 18, No. 11. P. 553–606.

Gasner W.W., Allard H.A. Further studies in photoperiodism, the response on the plant to relative length of day and night // J. Agr. Res. 1923. Vol. 23, No. 11. P. 871–920.

Gassner G. Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommer- und winter-annueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen // Z. Bot. 1918. Bd. 10. S. 417–480.

Gegas V.C., Nazari A., Griffiths S., Simmonds J., Fish L., Orford S., Sayers L., Doonan J.H., Snape J.W. A genetic framework for grain size and shape variation in wheat // Plant Cell. 2010. 22. P. 1046–1056.

- Gepts P.** A comparison between crop domestication, classical plant breeding, and genetic engineering // Crop Science. 2002. Vol. 42. P. 1780–1790.
- Gerlach W.R., Appels R., Dennis E.S., Peacock W.J.** Evolution and analysis of wheat highly repeated DNA sequences // Proceed. 5th Intern. Wheat Genet. Symp. New Delhi, India, 1978. P. 11–12.
- Gfeller F.** Inheritance of earliness of heading and others characters in Garnet × Red Fife crosses // Sci. Agr. 1937. Vol. 17, No. 8. P. 482–491.
- Ghaemi M., Sarrafi A.** The effect of the “D” genome from synthetic wheat lines in anther culture responses // Plant Breed. 1994. Vol. 112. P. 76–79.
- Gilbert J., Procunier J.D., Aung T.** Influence of the D genome in conferring resistance to fusarium head blight in spring wheat // Euphytica. 2000. Vol. 114. P. 181–186.
- Gill B.S., Appels R.** Relationships between *Nor*-loci from different *Triticeae* species // Plant. Syst. Evol. 1988. Vol. 160. P. 77–89.
- Gill B.S., Chen P.D.** Role of cytoplasm specivic introgression in the evolution of the polyploid wheats // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1987. Vol. 84. P. 6800–6804.
- Gill B.S., Kimber G.** Gimsa C-banding and evolution of wheat // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1974. Vol. 71. P. 4086–4090.
- Gill B.S., Friebe B., Endo T.R.** Standard karyotype and nomenclature system for description of chromosome bands and structural aberrations in wheat (*Triticum aestivum*) // Genome. 1991. Vol. 34. P. 830–839.
- Gill B.S., Appels R., Botha-Oberholster A., Buell C.R., Bennetzen J.L., Chalhoub B., Chumley F., Dvořák J., Iwanaga M., Keller B., Li W., McCombie W.R., Ogihara Y., Quetier F., Sasaki T.** A workshop report on wheat genome sequencing: international genome research on wheat consortium // Genetics. 2004. Vol. 168. P. 1087–1096.
- Gill K.S., Lubbers E.L., Gill B.S., Raupp W.J., Cox T.S.** A genetic linkage map of *Triticum tauschii* (DD) and its relationship to the D genome of bread wheat (AA BB DD) // Genome. 1991. Vol. 34, No. 3. P. 362–374.
- Gill K.S., Gill B.S., Endo T.R., Boyko E.V.** Identification and high-density mapping of gene-rich regions in chromosome group 5 of wheat // Genetics. 1996. Vol. 143. P. 1001–1012.
- Giorgi B., Bozzini A.** Karyotype analysis in *Triticum*. IV. Analysis of (*Ae. speltoides* × *T. boeoticum*) amphiploid and a hypothesis on the evolution of tetraploid wheats // Caryologia. 1969. Vol. 22. P. 289–306.
- Glaszmann J.C., Kilian B., Upadhyaya H.D., Varshney R.K.** Accessing genetic diversity for crop improvement // Current Opinion in Plant Biology. 2010. Vol. 13. P. 1–7.
- Godron D.A.** De la fecondation naturelle et artificielle des *Aegilops* par le *Triticum* // Ann. Sci. Nat., Bot. 1854. Vol. 4, No. 2. P. 215–222.
- Golovnina K.A., Glushkov S.A., Blinov A.G., Mayorov V.I., Adkison L., Goncharov N.P.** Molecular phylogeny of genus *Triticum* L. // Plant Syst. Evol. 2007. Vol. 264, No. 3/4. P. 195–216.
- Golovnina K., Kondratenko E.Ya., Blinov A., Goncharov N.P.** Molecular characterization of vernalization loci (*Vrn1*) in wild and cultivated wheats // BMC Plant Biology. 2010. Vol. 10. P. 168.
- Golovnina K., Sormacheva I., Mayorov V., Kosuge K., Watanabe N., Blinov A., Goncharov N.P.** Q gene variability in wheat species with the different spike morphology // Ann. Botany. 2013. (Submitted).

Goncharov N.P. Genetic resources of related species of wheat: the *Vrn* genes controlling growth habit (spring *vs.* winter) // *Euphytica*. 1998. Vol. 100, No. 1/3. P. 371–376.

Goncharov N.P. Genetics of growth habit (spring *vs.* winter) in tetraploid wheats: production and analysis of near-isogenic lines // *Hereditas*. 1999. Vol. 130. P. 125–130.

Goncharov N.P. Production and use of phenotypic and genetic collections of hexa- and tetraploid wheats in genetic and phylogenetic investigation // Intern. Conf. Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines (Novosibirsk, Russia, July 30–Aug. 3, 2001). Novosibirsk, ICG, 2001. P. 158–161.

Goncharov N.P. Genetics of growth habit (spring *vs.* winter) in common wheat: Conformation of the existence of dominant gene *Vrn4* // *Theor. Appl. Genet.* 2003. Vol. 107, No. 4. P. 768–772.

Goncharov N.P. Response to vernalization in wheat: its quantitative or qualitative nature // *Cereal Res. Comm.* 2004. Vol. 32, No. 3. P. 323–330.

Goncharov N.P. Comparative-genetic analysis – a base for wheat taxonomy revision // *Czech J. Genet. Plant. Breed.* 2005. Vol. 41. P. 52–55.

Goncharov N.P. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future // *Plant Syst. Evol.* 2011. Vol. 295. P. 1–11.

Goncharov N.P., Kondratenko E.Ja. Genetics of growth habit (spring *vs.* winter) in wheat species: sampling, identification and production of tester lines // *Proceed. 9th Intern. Wheat Genet. Symp. Saskatoon*. 1998. Vol. 2. P. 212–214.

Goncharov N.P., Rigin B.V. Duration of the vegetation period and vernalization response in common wheat landraces // *Abstracts of oral and poster presentations 6th International Wheat Conference (5–9 June, 2000)*. Martonvasar, 2000. P. 238.

Goncharov N.P., Watanabe N. Physical mapping and chromosomal location of photoperiod response gene *Ppd2* in common wheat // *Breed. Sci.* 2005. Vol. 55, No. 1. P. 81–86.

Goncharov N.P., Konovalov A.A., Chikida N.N. Genetic variation of the *Gpi-1* loci among *Aegilops* and *Triticum* genera and phylogeny of polyploid wheat // *Журн. общ. биол.* 1998. Т. 59, № 3. С. 318–324.

Goncharov N.P., Kondratenko E.Ya., Kawahara T. Inheritance of dense spike in diploid wheat and *Aegilops squarrosa* // *Hereditas*. 2002. Vol. 137. P. 96–100.

Goncharov N.P., Bannikova S.V., Kawahara T. Wheat artificial amphiploids with *Triticum timopheevii* genome: preservation and reproduction of wheat artificial amphiploids // *Genet. Resour. Crop Evol.*, 2007. Vol. 54, No. 7. P. 1507–1514.

Goncharov N.P., Golovnnina K.A., Glushkov S., Kilian B., Blinov A., Shumny V.K. Evolutionary history of wheats – the main cereal of mankind // *Biosphere origin and evolution* / Eds. N. Dobretsov et al. Berlin: Springer, 2008. P. 407–419.

Goncharov N.P., Golovnnina K.A., Kondratenko E.Ya. Taxonomy and molecular phylogeny of natural and artificial wheat species // *Breed. Sci.* 2009. Vol. 59, No. 5. P. 492–498.

Goodwin R.H. The inheritance of flowering in shortday species, *Solidago sempervirens* L. // *Genetics*. 1944. Vol. 29, No. 6. P. 503–519.

Gornicki P., Faris J., King I., Podkowinski J., Gill B., Haselkorn R. Plastid-localized acetyl-CoA carboxylase of bread wheat is encoded by a single gene on each of the three ancestral chromosome sets // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1997. Vol. 94. P. 14179–14184.

Gotoh T. Intermediate growth habit lines developed from cross between spring and winter types // Japan. J. Breed. 1977. Vol. 27 (2). P. 8–14.

Gotoh T. Genetic studies on growth habit of some important spring wheat cultivar in Japan, with special reference to the spring genes involved // Japan. J. Genet. 1979. Vol. 29, No. 2. P. 133–145.

Gotoh T. Gene analysis of the degree of vernalization requirement in winter wheat // Japan. J. Genet. 1980. Vol. 30, No. 1. P. 1–10.

Greenup A.G., Sasani S., Oliver S.N., Talbot M.J., Dennis E.S., Hemming M.N., Trevaskis B. ODDSOC2 Is a MADS box floral repressor that is down-regulated by vernalization in temperate cereals // Plant Physiol. 2010. Vol. 153 (3). P. 1062–1073.

Gregory F.G., Purvis O.N. Vernalization // Nature. 1936. Vol. 138. P. 249.

Gregory F.G., Purvis O.N. Studies in vernalization of cereals. II. The vernalization of excised mature embryos, and of developing ears // Ann. Bot. 1938. Vol. 2. P. 237–251.

Grönland J. Note sur les hybrides du genre *Aegilops* // Bull. de la Soc. Bot. de France. 1861. Vol. 8. P. 612–614.

Guadagnuolo R., Savova B.D., Felber F. Specific genetic markers for wheat, spelt, and four wild relatives: comparison of isozymes, RAPDs, and wheat microsatellites // Genome. 2001. Vol. 44. P. 610–621.

Guex N., Peitsch M.C. SWISS-MODEL and the Swiss-PdbViewer: an environment for comparative protein modeling // Electrophoresis. 1997. Vol. 18. P. 2714–2723.

Gul A., Allan R.E. Relation of the club gene to culm length and other character of near-isogenic wheat lines // Crop Sci. 1972. Vol. 12, No. 3. P. 310–313.

Gupta P.K. Variability in the morphology of rye (*Secale cereale*) chromosomes when placed in wheat (*Triticum aestivum*) background // Phyton (Austria). 1970. Vol. 14. P. 9–13.

Gupta P.K. Nomenclature in *Triticeae* with emphasis on D genome diploid species // Wheat Inf. Serv. 1997. No. 85. P. 52–55.

Gupta R.B., Shepherd K.W. Identification of rye chromosome 1R translocations and substitutions in hexaploid wheats using storage proteins as genetic markers // Plant Breed. 1992. Vol. 109, No. 2. P. 130–140.

Gupta P.K., Varshney R.K., Sharma P.C., Ramesh B. Molecular markers and their applications in wheat breeding // Plant Breed. 1999. Vol. 118. P. 369–390.

Gustafson P., Raskina O., Ma X., Nevo E. Wheat evolution, domestication, and improvement // Wheat: Science and trade. Wiley-Blackwell, 2009. P. 5–30.

Hackel E. *Triticum* L. // Die natuerlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen / Engler A., Prantl K. (Eds.). Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1887. 130 s.

Hadlaczky G., Belea A. C-banding in wheat evolutionary cytogenetics // Plant Sci. Lett. 1975. Vol. 4. P. 85–88.

Haider N. Evidence for the origin of the B genome of bread wheat based on chloroplast DNA // Turk. J. Agric. For. 2011. Vol. 35. doi:10.3906/tar-1011-1394.

Hajar R., Hodgkin T. The use of wild relatives in crop improvement: a surey of development over the last 20 years // Euphytica. 2007. Vol. 156. P. 1–13.

Håkansson A. Zytologische Beobachtungen an s.g. Speloid-heterozygoten beim Weizen // Svensk. Bot. Tidskrift. 1930a. Bd. 24. S. 44–57.

Håkansson A. Zytologische Studien an compactoiden Typen von *Triticum vulgare* // Hereditas. 1930b. Bd. 17. S. 155–196.

Haldorsen S., Akan H., Gelik B., Heun M. The climate of the Younger Dryas as a boundary for Einkorn domestication // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2011. Vol. 20. P. 305–318.

Halloran G.M. Gene dosage and vernalization response homoeologous group 5 of *Triticum aestivum* // *Genetics.* 1967. Vol. 57, No. 2. P. 401–407.

Halloran G.M. Gene for vernalization response in homoeologous group 5 of *Triticum aestivum* // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1976. Vol. 18. P. 211–216.

Halloran G.M., Boydell C.W. Wheat chromosome with genes for vernalization response // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1967. Vol. 9. P. 632–639.

Hammer K. Vorarbeiten zur monographischen Darstellung von Wildpflanzensortimenten: *Aegilops* L. // *Kulturpflanze.* 1980. Bd. 28. S. 33–180.

Hammer K. Das Domestikationssyndrom // *Genet. Resour. Crop Evol.* 1984. Bd. 32. № 3. S. 11–34.

Hammer K., Matzk F. Variation in breeding systems in the *Triticeae* // *Biodiversity and wheat improvement* / Ed. A.B. Damania. A Wiley-Sayce Publ., 1993. P. 51–58.

Hammer K., Filatenko A.A., Pistrick K. Taxonomic remarks on *Triticum* L. and $\times$ *Triticosecale* Wittm. // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2011. Vol. 58. P. 3–10.

Handbook of Maize: Genetics and Genomics / Eds J.L. Bennetzen, S. Hake. N.-Y.: Springer, 2009. 798 p.

Hanelt P. and Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (Eds.). *Mansfeld's Encyclopedia of Agricultural and Horticultural Crops.* 2001. Vol. 5. P. 2565–2595.

Hanelt P., Schultze-Motel J., Jarvis C.E. Proposal to conserve *Triticum aestivum* L. (1753) against *Triticum hybernum* L. (1753) (Gramineae) // *Taxon.* 1983. Vol. 32. P. 492–498.

Hao Y., Liu A., Wang Y., Feng D., Gao J., Li X., Liu S., Wang H. *Pm23*: a new allele of *Pm4* located on chromosome 2AL in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2008. Vol. 117, No. 8. P. 1205–1212.

Haque M.A., Takayama A., Watanabe N., Kuboyama T. Cytological and genetic mapping of the gene for four-awned phenotype in *Triticum carthlicum* Nevski // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2011. Vol. 58 (7). P. 1087–1093.

Haque M.A., Martinek P., Kobayashi S., Kita I., Ohwaku K., Watanabe N., Kuboyama T. Microsatellite mapping of genes for semi-dwarfism and branched spike in *Triticum durum* Desf. var. *ramosoobscurum* Jakubz. “Vetvistokolosaya” // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2012. Vol. 59. P. 831–837.

Harlan J.R. Geographic origin of plants useful to agriculture // *Germ Plasm Resources* / Ed. R.E. Hodgson. Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ., 1961. Vol. 66. P. 3–19.

Harlan J.R. *Crops and man.* 2nd ed. Madison, Wisconsin: Amer. Soc. Agronomy, CSSA, 1992. 284 p.

Harlan J.R., de Wet J.M.J. Toward a rational classification of cultivated plants // *Taxon.* 1971. Vol. 20. P. 509–517.

Hart G.E. Evidence for a triplicate set of glucose phosphate isomerase structural genes in hexaploid wheat // *Bioch. Genetics.* 1979a. Vol. 17. P. 585–598.

Hart G.E. Genetical and chromosomal relationships among the wheats and their relatives // *Stadler Symp.* 1979b. Vol. 3. P. 9–23.

Hart G.E., Gale M.D., McIntosh R.A. Linkage maps of *Triticum aestivum* (hexaploid wheat, $2n = 42$, genomes A, B and D) and *T. tauschii* ($2n = 14$, genome D) // *Genetic Maps.* 1993. Vol. 6. P. 6.204–6.219.

Hartmann H.S., Schiele S., Lelley T. Isoenzyme electrophoresis a simple way to identify 1B/1R substitution and translocation in wheat // *Plant Breed.* 1994. Vol. 112. P. 338–341.

Hatano H., Mizuno N., Matsuda R., Shitsukawa N., Park P., Takumi S. Dysfunction of mitotic cell division at shoot apices triggered severe growth abortion in interspecific hybrids between tetraploid wheat and *Aegilops tauschii* // *New Phytologist*. 2012. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2012.04125.x

Hausknecht C. Symbolae ad floram graecam. Aufzählung der im Sommer 1885 in Griechenland gesammelten Pflanzen. (Schluss) // *Mittheilungen des Thüringischen botanischen Vereins.* Neue Folge, 1899. Bd. 13/14. S. 18–77.

Hawkes J. A revision of the tuber-bearing Solanums // *Ann. Rep. Scott. Plant Breed. Stan.* 1956. P. 37–109.

Hawkes J. A revision of the tuber-bearing Solanums // *Scott. Plant Breed. Stan. Rec.* 1963. P. 76–181.

Heer O. Die Pflanzen der Pfahlbauten // *Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft.* Zürich für das Jahr. 1866. 1865. Bd. 68. S. 1–54.

Helbaek H. Domestication of food plants in the old world // *Science.* 1959. Vol. 130, No. 3372. P. 365–372.

Henderson I.R., Shindo C., Dean C. The need for winter in the switch to flowering // *Annu. Rev. Genet.* 2003. Vol. 37. P. 371–392.

Hermesen J.G.Th. The genetic basis of hybrid necrosis in wheat // *Genetica.* 1963. Vol. 33. P. 445–487.

Herpen van T.W.J.M., Goryunova S.V., Schoot van der J., Mitreva M., Salentijn E., Vorst O., Schenk M.F., Veelen van P.A., Koning F., Soest van L.J.M., Vosman B., Bosch D., Hamer R.J., Gilissen L.J.W.J., Smulders M.J.M. Alpha-gliadin genes from the A, B, and D genomes of wheat contain different sets of celiac disease epitopes // *BMC Genomics.* 2006. Vol. 7. P. 1.

Heslop-Harrison J.S., Schwarzacher T. Genomic southern and *in situ* hybridization // *Methods in genome analysis in plants: their merits and pitfalls* / Ed. P.P. Jauhar. CRC Press, 1996. P. 163–180.

Heslop-Harrison J.S. (Pat), Schwarzacher T. Organisation of the plant genome in chromosomes // *Plant J.* 2011. Vol. 66. P. 18–33.

Heslop-Harrison J.S., Leitch A.R., Schwarzacher T., Anamthawat-Jonson K. Detection and characterization of 1B/1R translocations in hexaploid wheat // *Heredity.* 1990. Vol. 65. P. 385–392.

Heslot H. *Triticum ispahanicum*: une nouvelle espèce de Blé cultivé originaire d'Iran // *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences.* 1958. Vol. 247. P. 2477–2479.

Heun M., Schäfer-Pregl R., Klawan D., Castagna R., Accerbi M., Borghi B., Salamini F. Site of Einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting // *Science.* 1997. Vol. 278, No. 5341. P. 1312–1314.

Heun M., Haldorsen S., Vollan K. Reassessing domestication events in the Near East: Einkorn and *Triticum urartu* // *Genome.* 2008. Vol. 51, No. 6. P. 444–451.

Hillman G.C. On the origin of domestic rye – *Secale cereale*: the finds from aceramic Can Hasan III in Turkey // *Anatolian Studies.* 1978. Vol. 28. P. 157–174.

Hirosawa S., Takumi S., Ishii T., Kawahara T., Nakamura C., Mori N. Chloroplast and nuclear DNA variation in common wheat: Insight into the origin and evolution of common wheat // *Gen. Genet. Syst.* 2004. Vol. 79. P. 271–282.

Hodgkin T., Adham Y.J., Powell K.S. A preliminary survey of wild *Triticum* and *Aegilops* species in the world's genebanks // *Hereditas*. 1992. Vol. 116. P. 155–162.

Hoffman W. Die Vererbung der Winter-Sommer-Form und der Winterfestigkeit der Gerste // *Z. Pflanzenzüchtung*. 1944. Bd. 26B. S. 56–91.

Hoisington D., Khairallah M., Reeves T., Ribaut J.-M., Skovmand B., Taba S., Warburton M. Plant genetic resources: What can they contribute toward increased crop productivity? // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1999. Vol. 96, No. 11. P. 5937–5943.

Hole F., Flannery K., Neely J. Early agriculture and animal husbandry in Deh Luran, Iran // *Cur. Anthropol.* 1965. Vol. 6. P. 105–106.

Hoogendoorn J. A reciprocal F_1 monosomic analysis of genetic control of time of ear emergence, number of leaves and number of spikelets in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Euphytica*. 1985a. Vol. 34, No. 2. P. 545–558.

Hoogendoorn J. The physiology of variation in the time of ear emergence among wheat varieties from different regions of the world // *Euphytica*. 1985b. Vol. 34, No. 2. P. 559–571.

Hopf M. The plants found at Jericho // *Excavations at Jericho V. L.: British School of Archaeology in Jerusalem*, 1983. P. 580–621.

Hori T., Tsunewaki K. Study of substitution lines of several Emmer wheats having the cytoplasm of *Triticum boeoticum* // *Seiken Zihō*. 1967. Vol. 19. P. 55–59.

Host N.T. Icones et Descriptiones Graminum austriacorum. Vienna, 1805. Vol. III. 66 p.

Host N.T. Icones et Descriptiones Graminum austriacorum. Vol. IV. Vindobanae: M.A. Schmidt, 1809. 58 p.

Howard A., Howard G.L.C. On the inheritance of some characters in wheat. I // *Mem. Dept. Agr. India. Bot. Ser.* 1912. Vol. 5, No. 1. P. 1–47.

Howard A., Howard G.L.C. On the inheritance of some characters in wheats. II // *Mem. Dept. Agr. India. Bot. Ser.* 1915. Vol. 7. P. 273–285.

Hsam S.K., Cermeno M.-C., Friebe B., Zeller F.J. Transfer of Amigo wheat powdery mildew resistance gene *Pm17* from T1AL · 1RS to the T1BL · 1RS wheat-rye translocated chromosome // *Heredity*. 1995. Vol. 74. P. 497–501.

Huang L., Wang Q., Zhang L.-Q., Yuan Z.-W., Wang J.-R., Zhang H.-G., Zheng Y.-L., Liu D.-C. Haplotype variations of gene *Ppd-D1* in *Aegilops tauschii* and their implications on wheat origin // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2012. Vol. 59. doi: 0.1007/s10722-011-9741-2

Huang S., Sirikhachornkit A., Su X., Faris J., Gill B., Haselkorn R., Gornicki P. Phylogenetic analysis of the acetyl-CoA carboxylase and 3-phosphoglycerate kinase loci in wheat and other grasses // *Plant Molecular Biology*. 2002. Vol. 48. P. 805–820.

Hyne V., Kearsley M.J., Martinez O., Gang W., Snape J.W. A partial genome assay for quantitative trait loci in wheat (*Triticum aestivum*) using different analytical techniques // *Theor. Appl. Genet.* 1994. Vol. 89. P. 735–741.

Ikehashi H., Ito R. Statistical property of the selection by the plant type index given by quotient of two traits // *Japan. J. Breed.* 1971. Vol. 21, No. 2. P. 106–113.

Innes R.L., Kerber E.R. Resistance to wheat leaf rust and stem rust in *Triticum tauschii* and inheritance in hexaploid wheat of resistance transferred from *T. tauschii* // *Genome*. 1994. Vol. 37. P. 813–822.

Iqbal M., Shahzad A., Ahmed I. Allelic variation at the *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* and *Ppd-D1a* loci of Pakistani spring wheat cultivars // *Electronic J. Biotechnology*. 2011. Vol. 14, No. 1. DOI: 10.2225/vol14-issue1-full-text-6

Islam-Faradi M.N., Worland A.J., Law C.N. Inhibition of ear-emergence time and sensitivity to day-length determined by the group 6 chromosome of wheat // *Heredity*. 1996. Vol. 77. P. 572–580.

Iwaki K., Nishida J., Yanagisawa T., Yoshida H., Kato K. Genetic analysis of *Vrn-B1* for vernalization requirement by using linked dCAPS markers in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). // *Theor. Appl. Genet.* 2002. Vol. 104. P. 571–576.

Jaaska V. NADP-dependent aromatic alcohol dehydrogenase in polyploid wheats and their relatives. On the origin and phylogeny of polyploid wheats // *Theor. Appl. Genet.* 1978. Vol. 53. P. 209–217.

Jaaska V. Electrophoretic survey of seedling esterases in wheats in relation to their phylogeny // *Theor. Appl. Genet.* 1980. Vol. 56. P. 273–284.

Jaaska V. Aspartate aminotransferase and alcohol dehydrogenase isoenzymes: intraspecific differentiation in *Aegilops tauschii* and the origin of the D genome polyploids in the wheat group // *Plant Syst. Evol.* 1981. Vol. 137. P. 259–273.

Jaaska V. Isoenzymes in evaluation of germplasm diversity in wild diploid relatives of cultivated wheat // *Biodiversity and Wheat Improvement* / Ed. A.B. Damania. A Wiley-Sayce Publ., 1993. P. 247–257.

Jaaska V. Isoenzyme differences between the wild diploid and tetraploid wheats // *Genet. Resour. Crop Evol.* 1997. Vol. 44. P. 137–146.

Jakubziner M.M. New wheat species // *Proceed. 1st Intern. Wheat Genet. Symp.* Winnipeg, Canada, 1958. P. 207–217.

Jakubziner M.M. Wheat species and varieties as resources in plant breeding // *Symposium on genetics and wheat breeding*. June 12–14, Martonvásár, 1962. P. 405–422.

Jalani B.S., Moos J.P. The effects of species, polyploidy and embryo transplantation on the crossability between *Triticum* and *Secale* // *Z. Pflanzenzüchtung*. 1981. Bd. 86, No. 4. S. 286–297.

Jantasuriyarat C., Vales M.I., Watson C.J.W., Riera-Lizarazu O. Identification and mapping of genetic loci affecting free-threshing habit and spike compactness in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2003. Vol. 108. P. 261–273.

Jenkins J.A. Chromosome homologous in wheat and *Aegilops* // *Amer. J. Bot.* 1929. Vol. 16, No. 4. P. 238–245.

Jensen N.F., Driscoll C.J. Inheritance of the waxless character in wheat // *Crop Sci.* 1962. Vol. 2. P. 504–505.

Jewel D.C., Mujeeb-Kazi A. Uses of N-banding for genetic and cytological studies of wheat, *Triticum aestivum* L. // *Proceed. 6th Intern. Wheat Genet. Symp.* Kyoto, 1983. P. 349–354.

Jiang J., Gill B.S. Different species-specific chromosome translocations in *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* support the diphyletic origin of polyploid wheats // *Chromosome Research*. 1994. Vol. 2, No. 1. P. 59–64.

Johnson B.L. Seed protein profiles and the origin of the hexaploid wheats // *Amer. J. Bot.* 1972a. Vol. 59, No. 9. P. 952–960.

Johnson B.L. Protein electrophoretic profiles and the origin of the B genome of wheat // *Proceed. Natl. Acad. Sci. USA*. 1972b. Vol. 69. P. 1398–1402.

Johnson B.L., Dhaliwal H.S. Reproductive isolation of *Triticum boeoticum* and *Triticum urartu* and the origin of the tetraploid wheats // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63, No. 8. P. 1088–1094.

Johnson B.L., Hall O. Analysis of phylogenetic affinities in the *Triticinae* by protein electrophoresis // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52, No. 5. P. 506–513.

Johnson B.L., Hall O. Electrophoretic studies of species relationship in *Triticum* // Acta agron. Scand. 1966. Vol. 16. P. 222–224.

Johnson D.A., Richards R.A., Turner N.S. Yield, water relations, gas exchange and surface reflectances of near-isogenic wheat lines differing in glaucousness // Crop Sci. 1983. Vol. 23. P. 318–324.

Jones M.K., Allaby R.G., Brown T.A. Wheat domestication // Science. 1998. Vol. 279. P. 302–303.

Joppa L.R. Development of D-genome disomic substitution lines of durum wheat (*Triticum turgidum* L.) // Proceed. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Missouri, 1973. P. 685–690.

Joppa L.R., Williams N.D. Langdon durum disomic substitution lines and aneuploid analysis in tetraploid wheat // Genome. 1988. Vol. 30. P. 222–228.

Joppa L.R., Khan K., Williams N.D. Chromosomal location of genes for gliadin polypeptides in durum wheat *Triticum turgidum* L. // Theor. Appl. Genet. 1983. Vol. 64. P. 289–293.

Jury S.L. Wheat taxonomy // Wheat taxonomy: the legacy of John Percival // The Linnean: special issue. 2001. No. 3. P. 61–63.

Kajanus B. Genetische Untersuchungen an Weizen // Bibliothica Genetica. 1923. Bd. 5. 187 s.

Kalendar R. The Use of retrotransposon-based molecular markers to analyze genetic diversity // Ratar. Povrt. / Field Veg. Crop Res. 2011. Vol. 48. P. 261–274.

Kaloshian I., Roberts P.A., Wains J.G., Thomason I.J. Inheritance of resistance to root-knot nematodes in *Aegilops squarrosa* L. // J. Hered. 1990. Vol. 81. P. 170–172.

Kaltsikes P.J., Evans L.E., Bushuk W. Durum-type wheat with high breeding quality // Science. 1968. Vol. 159. P. 211–213.

Kato K., Ikoma H., Hayashi K. Geographical distribution of the genes for vernalization response and its implication for the adaptability of wheat // Proceed. 7th Intern. Wheat Genet. Symp. Cambridge, 1988. Vol. 1. P. 533–539.

Kato K., Nakagawa K., Kuno H. Chromosomal location of the genes for vernalization response, *Vrn2* and *Vrn4*, in common wheat, *Triticum aestivum* L. // Wheat Inf. Serv. 1993. No. 76. P. 53.

Kato K., Miura H., Akiyama M., Kuroshima M., Sawada S. RFLP mapping of the three major genes, *Vrn1*, *Q* and *B1*, on the long arm of chromosome 5A of wheat // Euphytica. 1998. Vol. 101, No. 1. P. 91–95.

Kato K., Goncharov N.P., Matsumoto K. Adaptation and genetic differentiation in East Asian wheat. 3. RAPD polymorphism in Siberian wheat landraces // Breeding Research. 1999. Vol. 95, No. 4. P. 176 (in Japan).

Kawahara T. Catalogue of *Aegilops-Triticum* germ-plasm preserved in Kyoto University. 3rd ed. Kyoto, Laboratory of Crop Evolution, Plant Germ-plasm Institute, Kyoto University, 2005.

Kawahara T., Taketa S. Fixation of translocation 2A · 4B infers the monophyletic origin of Ethiopian tetraploid wheat // Theor. Appl. Genet. 2000. Vol. 101, No. 5/6. P. 705–710.

- Kawahara T., Tanaka M.** Six chromosome types in *Triticum araraticum* Jakubz. differing with reciprocal translocations // Japan. J. Genet. 1977. Vol. 52. P. 261–267.
- Keim D.L., Welsh J.R., McConnell R.L.** Inheritance photoperiodic heading response in winter and spring cultivars of bread wheat // Canad. J. Plant Sci. 1973. Vol. 53, No. 2. P. 247–250.
- Kellogg E.A.** Evolution of developmental traits // Curr. Opin. Plant Biol. 2004. Vol. 7. P. 92–98.
- Kerber E.R.** Wheat: reconstitution of the tetraploid component (AA BB) of hexaploid // Science. 1964. Vol. 143. P. 253–255.
- Kerber E.R., Rowland G.G.** Origin of the free threshing character in hexaploid wheat // Canad. J. Genet. Cytol. 1974. Vol. 16. P. 145–154.
- Kerber E.R., Tipples K.H.** Effect of the D genome on milling and baking properties of wheat // Canad. J. Plant Sci. 1969. Vol. 49. P. 255–263.
- Kerby K., Kuspira J.** The phylogeny of the polyploid wheats *Triticum aestivum* (bread wheat) and *Triticum turgidum* (macaroni wheat) // Genome. 1987. Vol. 29. P. 722–737.
- Kerby K., Kuspira J., Jones B.L.** Biochemical data bearing on the relationship between the genome of *Triticum urartu* and A and B genome of the polyploid wheats // Genome. 1988. Vol. 30, No. 4. P. 576–581.
- Kerby K., Kuspira J., Jones B.L., Lookhart G.L.** Biochemical data bearing on the origin of B genome in the polyploid wheats // Genome. 1990. Vol. 33, No. 3. P. 360–368.
- Khlestkina E.K., Pestsova E.G., Röder M.S., Börner A.** Molecular mapping, phenotypic expression and geographical distribution of genes determining anthocyanin pigmentation of coleoptiles in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2002. Vol. 104, No. 4. P. 632–637.
- Khlestkina E.K., Giura A., Röder M.S., Börner A.** A new gene controlling the flowering response to photoperiod in wheat // Euphytica. 2009. Vol. 165, No. 3. P. 579–585.
- Kihara H.** Cytologische und genetische studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das verhalten der Chromosomen und die Sterilität in der Bastarden // Mem. Coll. Sci. Kyoto Imper. Univ., Ser. B. 1924. Bd. 1, No. 1. S. 1–200.
- Kihara H.** Die Entdeckung der DD-Analyzatoren beim Weizen // Agric. and Hortic. Japan. Tokyo. 1944. Bd. 19. S. 889–890.
- Kihara H.** The origin of wheat in the light of comparative genetics // Japan. J. Genet. 1965. Vol. 40, No. 1. P. 45–54.
- Kihara H.** Wheat studies: Retrospect and prospects // Developments in crop studies. 1982. Vol. 3. 309 p.
- Kihara H., Katayama Y.** Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. III. Zur Entstehungsweise eines neuen konstanten oktoploiden *Aegilotriticum* // Cytologia. 1931. Bd. 2. S. 234–255.
- Kihara H., Lilienfeld F.** A new synthesized 6× wheat // Proceed. 8th Intern. Cong. Genet. Hereditas. 1949. Supl. P. 307–319.
- Kihara H., Tanaka M.** Addendum to the classification of the genus *Aegilops* by means of genome-analysis // Wheat Inf. Serv. 1970. Vol. 30. P. 1–2.
- Kilian B., Özkan H., Deusch O., Effgen S., Brandolini A., Kohl J., Martin W., Salamini F.** Independent wheat B and G genome origins in outcrossing *Aegilops* progenitor haplotypes // Mol. Biol. Evol. 2007a. Vol. 24. P. 217–227.

Kilian B., Özkan H., Walther A., Kohl J., Dagan T., Salamini F., Martin W. Molecular diversity at 18 loci in 321 wild and 92 domesticate lines reveal no reduction of nucleotide diversity during *Triticum monococcum* (Einkorn) domestication: Implications for the origin of agriculture // *Mol. Biol. Evol.* 2007b. Vol. 24. P. 2657–2668.

Kimber G. Amphiploids as a genetic resource in *Triticeae* // *Indian J. Genet. Plant. Breed.* 1979. Vol. 39. P. 133–137.

Kimber G., Sears E.R. Evolution in the genus *Triticum* and the origin of cultivated wheat // *Wheat and wheat improvement*. 2nd ed. / Ed. E.G. Heyne. Madison: Amer. Soc. Agronomy, 1987. P. 154–164.

King S.B. The kinds and distributions of wheats in China // Pressed by Nan-jing Agric. College, 1959. P. 21–22. (In Chinese).

Kinoshita T., Ohtsuka I., Kihara H. Alteration growth habit and variation of heading time induced by the alien cytoplasm in common wheats // *Wheat Inf. Serv.* 1979. No. 50. P. 65–70.

Kislev M.E. *Triticum parvicoccum* sp. nov., the oldest naked wheat // *Israel J. Bot.* 1979/1980. Vol. 28. P. 95–107.

Kislev M.E. Botanical evidence for ancient naked wheats in the Near East // van Zeist W., Casparie W.A. (Eds.). *Plants and Ancient Man*. Rotterdam; Boston: A.A. Balkema, 1984a. P. 141–152.

Kislev M. Emergence of wheat agriculture // *Paléorient*. 1984b. Vol. 10, No. 2. P. 61–70.

Klaime Y.Y., Qualset C.O. Genetics of time heading in wheat (*Triticum aestivum* L.). II. The inheritance of photoperiodic response // *Genetics*. 1973. Vol. 74, No. 1. P. 139–156.

Klaime Y.Y., Qualset C.O. Genetics of time heading in wheat (*Triticum aestivum* L.). II. The inheritance of vernalization response // *Genetics*. 1974. Vol. 76, No. 1. P. 119–133.

Klindworth D.L., Klindworth M.M., Williams N.D. Telocentric mapping of four markers of durum wheat // *J. Hered.* 1997. Vol. 88. P. 229–232.

Knoblok J.W. Intergeneric hybridization in flowering plants // *Taxon*. 1972. Vol. 21, No. 1. P. 97–103.

Knott D.R. The inheritance of rust resistance. IV. Monosomic analysis of rust resistance and some other characters in six varieties of wheat including Gabo and Kenya Farmer // *Canad. J. Plant. Sci.* 1959. Vol. 39, No. 2. P. 215–228.

Knott D.R. The application of breeding procedure to wheat // *Wheat and wheats improvement*. Madison, 1987a. P. 419–427. (2nd ed. Agronomy monograph. No. 13).

Knott D.R. Transferring alien genes to wheat // *Ibid.* 1987b. P. 462–471.

Knott D.R. Near-isogenic lines of wheat carrying genes for stem rust resistance // *Crop Sci.* 1990. Vol. 30. P. 901–905.

Koba T., Tsunewaki K. Mapping of the *s* and *Ch2* genes on chromosome 3D of common wheat // *Wheat Inf. Serv.* 1978. No. 45/46. P. 18–20.

Koebner R.M.D., Shepherd K.W. Induction of recombination between rye chromosome 1RL and wheat chromosomes // *Theor. Appl. Genet.* 1985. Vol. 71, No. 2. P. 208–215.

Kojima T., Ogihara Y. High-resolution RFLP map of the long arm of chromosome 5A in wheats and its synteny among cereals // *Gen. Genet. Syst.* 1998. Vol. 73. P. 51–58.

Konishi S., Izawa T., Lin S.Y., Ebana K., Fukuta Y., Sasaki T., Yano M. An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication // *Science*. 2006. Vol. 312. P. 1392–1396.

Kononov A.A., Goncharov N.P. Differences in segregation of marker gene loci in self and cross pollinated progeny of *Triticum speltoides* (Tausch) Gren. // Abstr. 5th Intern. Wheat Conference. (June 10–14, 1996). Ankara, Turkey, 1996. P. 428–429.

Kononov F.A., Goncharov N.P., Goryunova S., Shaturova A., Proshlyakova T., Kudryavtsev A. Molecular markers based on LTR retrotransposons *BARE-1/Wis2-1A* and *Jeli* uncover different strata of evolutionary relationships in diploid wheat // *Mol. Gen. Genom.* 2010. Vol. 283, No. 6. P. 551–563.

Konzak C.F., Joppa L.R. The inheritance and chromosomal location of a gene of chocolate chaff in durum wheat // *Genome*. 1988. Vol. 30. P. 229–233.

Konzak S.F. Mutations and mutation breeding // *Wheat and wheats improvement*. 2nd ed. / Ed. by E.G. Heyne. Madison: ASA, CSSA, SSSA, 1987. P. 428–443. (Agron. Monogr. No. 13).

Körniike F. Der Weizen // Körniike F., Werner H. *Hundbuch des Getreidebaus*. Berlin: Verlag von Paul Parey, 1885. Bd. 1. S. 22–114.

Kosambi D.D. The estimation of map distance from recombination value // *Ann. Eugen.* 1944. Vol. 12. P. 172–175.

Kosina R. Selected items of wheat variation – from paleobotany to molecular biology // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 1999. Vol. 68, No. 2. P. 129–141.

Kosina R. Morphometry of lodicules in the genus *Triticum* L. // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2011. Vol. 58. P. 1129–1142.

Kostjuchenko I.A., Zarubailo T.Ja. Vernalization of seed during ripening and its significance in practice // *Herb. Rev.* 1937. Vol. 5. P. 146–57.

Kosuge K., Watanabe N., Kuboyama T., Goncharov N.P., Melnik V.M., Yanchenko V.I., Rosova M.A. Cytological and microsatellite mapping of the genes for spherical grain, compact spike and awn inhibition in durum wheat // *Euphytica*. 2008. Vol. 159, No. 3. P. 289–296.

Kosuge K., Watanabe N., Kuboyama T. Recombination around the *P* locus for long glume phenotype in experimental introgression lines of *Triticum aestivum* – *Triticum polonicum* // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2009. Vol. 57 (4). P. 611–618.

Kosuge K., Watanabe N., Melnik V.M., Laikova L.I., Goncharov N.P. New sources of compact spike morphology determined by the genes on chromosome 5A in hexaploid wheat // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2012. Vol. 59, № 6. DOI 10.1007/s10722-011-9747-9

Koval S.F., Goncharov N.P. Multiple allelism at *VRN1* locus of common wheat // *Acta Agron. Hungarica*. 1998. Vol. 46, No. 2. P. 113–119.

Kuchel H., Ye G., Fox R., Jefferies S. Genetic and economic analysis of a targeted marker-assisted wheat breeding strategy // *Molecular Breeding*. 2005. Vol. 16. P. 67–78.

Kuckuck H. Neuere Arbeiten zur Entstehung der hexaploiden Kulturweizen // *Z. Pflanzenzüchtung*. 1959. Bd. 41. S. 205–226.

Kuckuck H. Experimentelle Untersuchungen zur Entstehung der Kulturweizen // *Z. Pflanzenzüchtung*. 1964. Bd. 51. S. 97–140.

Kuckuck H., Schiemann E. Über das Vorkommen von Speltz und Emmer (*T. spelta* L. und *T. dicoccum* Schuebl.) im Iran // *Z. Pflanzenzüchtung*. 1957. Bd. 38. S. 383–396.

Kushnir U., Halloran G.M. Evidence on the origin of the G genome in wheat: cytology and fertility of a *T. timopheevi*-like mutant // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1983. Vol. 25. P. 651–661.

Kuspira J., Millis L.A. Cytogenetic analysis of tetraploid wheats using hexaploid wheat aneuploids // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1967. Vol. 9, No. 1. P. 79–86.

Kuspira J., Unrau J. Genetic analysis of certain characters in common wheat using whole chromosomes substitution lines // *Canad. J. Agr. Plant Sci.* 1957. Vol. 37, No. 3. P. 300–326.

Kuspira J., MacLagan J., Bhambhani R.N., Sadasivaiah R.S., Kim N.-S. Genetic and cytogenetic analyses of the A genome of *Triticum monococcum* L. V. Inheritance and linkage relationships of genes determining the expression of 12 quantitative characters // *Genome*. 1989. Vol. 32, No. 5. P. 869–881.

Lacadena J.R., Cermeco M.C., Orellana J., Santos J.L. Evidence for wheat-rye nucleolar competition (amphiplasty) in *Triticale* by silver-staining procedure // *Theor. Appl. Genet.* 1984. Vol. 67. P. 207–213.

Ladizinsky G. Founder effect in crop-plant evolution // *Econ. Bot.* 1985. Vol. 46. P. 191–198.

Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // *Nature*. 1970. Vol. 227. P. 680–685.

Lagudah E.S., Appels R., McNeil D. The *Nor-D3* of *Triticum tauschii*: natural variation and genetic linkage to markers in chromosome 5 // *Genome*. 1991. Vol. 34. P. 387–395.

Lamarck J.B.A.P. Monnet de. Flore Française ou Description succincte de toutes les plantes. V. 3. Paris, 1778. 654 p.

Lange W., Riley R. The position on chromosome 5B of wheat of the locus determining crossability with rye // *Genet. Res. (Cambr.)*. 1973. Vol. 22. P. 143–153.

Langridge P., Lagudah E.S., Holton T.A., Appels R., Sharp P.J., Chalmers K.J. Trends in genetic and genome analyses in wheat: a review // *Aust. J. Agr. Res.* 2001. Vol. 52. P. 1043–1077.

Large E.C. Growth stages of cereals. Illustrations of the Feekes scale // *Plant Pathol.* 1954. Vol. 3. P. 128–129.

Latypov A.Z., Kruglenja V.P. Variability of wheat with eliminated D genome // *EWAC Newsletter*. 1995. P. 26–27.

Laumont P. Contribution sur l'apparition de quelques formes "tendroïdes" dans la descendance (F_3) de l'hybride *Aegilops triuncialis* L. × *Triticum durum* Desf. // *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*. 1933. Vol. 24, No. 7. P. 184–187.

Law C.N., Scarth R. Genetics and its potential for understanding the action of light and flowering process // *Light and the flowering process*. L., 1984. P. 193–209.

Law C.N., Wolfe M.S. Location of genetic factors for mildew resistance and ear emergence time on chromosome 7B of wheat // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1966. Vol. 8, No. 3. P. 462–470.

Law C.N., Worland A.J. Genetic analysis of some flowering time and adaptive traits in wheat // *New Phytol.* 1997. Vol. 137. P. 19–28.

Law C.N., Worland A.J. Genetic control of vernalization and photoperiodism in wheat // *Ann. Report. 1972 of Plant Breed. Inst. Cambridge*, 1973. P. 128–132.

Law C.N., Worland A.J. Inter-varietal chromosome substitution lines in wheat – revisited // *Euphytica*. 1996. Vol. 89, No. 1. P. 1–10.

Law C.N., Otlovska D., Worland A.J. The genetic control of vernalization requirement and photoperiodic response // EWAC Newsletter. 1974. Vol. 4. P. 19–22.

Law C.N., Worland A.J., Giorgi B. The genetic control of ear-emergence time by chromosomes 5A and 5D of wheat // Heredity. 1976. Vol. 36, No. 1. P. 49–58.

Law C.N., Sutka J., Worland A.J. A genetic study of day-length response in wheat // Heredity. 1978. Vol. 41, No. 2. P. 185–191.

Law C.N., Snape J.W., Worland A.J. Aneuploidy in wheat and its uses in genetic analysis // Wheat breeding: Its scientific basis / Ed. F.G.H. Lupton. L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1987. P. 71–108.

Law C.N., Suarez E., Miller T.E., Worland A.J. The influence of the group 1 chromosomes of wheat on ear-emergence times and their involvement with vernalization and day length // Heredity. 1998. Vol. 80. P. 83–91.

Lawrence G.J., Appels R. Mapping the nucleolus organiser region, seed protein loci and isozyme loci on chromosome 1R in rye // Theor. Appl. Genet. 1986. Vol. 71, No. 5. P. 742–749.

Lebsock K.L., Smith G.S. The inheritance of head characters in tetraploid wheat hybrids. II. Rachis bristles awns, glume tenacity, clavate head, and seed color // Agr. J. 1957. Vol. 49, No. 4. P. 202–205.

Leighty C.E. Natural wheat-rye hybrid // J. Amer. Soc. Agron. 1915. Vol. 7, No. 5. P. 209–216.

Leighty C.E., Bashnakian S. Genetic behavior of the spelt form in crosses between *Triticum spelta* and *Triticum sativum* // J. Agr. Res. 1921. Vol. 22, No. 7. P. 335–364.

Lein A. Die genetische Grundlage der Kreuzbarkeit Zwischen Weizen und Roggen // Z. Abstr. und Vererbungslehre. 1943. Bd. 81. S. 28–61.

Leino M.W., Hagenblad J., Edqvist J., Strese T.-M.K. DNA preservation and utility of a historic seed collection // Seed Science Research. 2009. Vol. 19. P. 125–135.

Leonard A., Desbiez J., Keuroghlian A., Piovezan U., Bodmer E. Invasive species and bushmeat hunting contributing to wildlife conservation: the case of feral pigs in a Neotropical wetland // Fauna & Flora Intern., Oryx, 2011. Vol. 45. P. 78–83.

Leonova I.N., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Röder M.S., Börner A., Salina E.A. *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* introgression lines as a source of pathogen resistance genes // Czech J. Genet. Plant Breed. 2011. Vol. 47. S. 49–55.

Levy A.A., Feldman M. Genetics of morphological traits in wild wheat, *Triticum turgidum* var. *dicoccoides* // Euphytica. 1989. Vol. 40. P. 275–281.

Levy J., Peterson M.L. Response of spring wheat to vernalization and photoperiodism // Crop Sci. 1972. Vol. 12, No. 4. P. 487–490.

Lev-Yadun S., Gopher A., Abbo S. The Cradle of Agriculture // Science. 2000. Vol. 288, No. 5471. P. 1602–1603.

Li C., Dubcovsky J. Wheat FT protein regulates *VRN1* transcription through interactions with *FDL2* // Plant J. 2008. Vol. 55. P. 543–554.

Li G., Fang T., Zhang H., Xie C., Li H., Yang T., Nevo E., Fahima T., Sun Q., Liu Z. Molecular identification of a new powdery mildew resistance gene *Pm41* on chromosome 3BL derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*) // Theor. Appl. Genet. 2009. Vol. 119. P. 531–539.

Li W., Gill B.S. Multiple genetic pathways for seed shattering in the grasses // *Functional & Integrative Genomics*. 2006. Vol. 6. P. 300–309.

Li W., Li Zh., Huang Sh. Chromosomal location of gene for auricle development in common wheat // *Wheat Inf. Serv.* 1990. No. 71. P. 27–28.

Li X.-P., Lan S.-Q., Zhang Y.-L., Liu Y.-P. Identification of molecular markers linked to the genes for purple grain color in wheat (*Triticum aestivum*) // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2010. Vol. 57. P. 1007–1012.

Li Z.S., Mu S.M., Chou H.P., Li B. Study on blue-grained monosomic wheat // *Proceed. 8th Intern. Wheat Genet. Symp.* Beijing, 1993. P. 119–123.

Lilienfeld F., Kihara H. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. V. *Triticum timopheevi* Zhuk. // *Cytologia*. 1934. Bd. 6, No. 1. S. 87–122.

Linde-Laursen I. Gimsa C-banding of barley chromosome. 3. Segregation and linkage of C-bands on chromosome 3, 6 and 7 // *Hereditas*. 1979. Vol. 91. P. 73–77.

Linde-Laursen I. Gimsa banding patterns of the chromosomes of cultivated and wild barley // *Proceed. 4th Intern. Barley Genet. Symp.* Edinburg, 1981. P. 786–795.

Linde-Laursen I., Doll H., Nielsen G. Gimsa C-banding patterns and some biochemical markers in a pedigree of European barley // *Z. Pflanzenzüchtung*. 1982. Bd. 88. S. 191–219.

Link H.F. *Symbolae ad Floram Graecam* // *Linnaea*. 1834. Bd. 9, H. 3. S. 129–141.

Linnaeus C. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. T. 1. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. 560 s.

Linnaeus C. *Genera plantarum eorumque characteres naturales secundum numerum, figuram, situm, et proportionem omnium fructificationis partium*. Ed. 5. Holmiae, 1754. 500 s.

Linnaeus C. *Systema Naturae, per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. T. I. Editio Decima, Reformata. Holmiae [Stockholm]: Laurentii Salvii, 1758. 824 s.

Linnaeus C. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Ed. 2. Holmiae, 1762. 784 s.

Linnaeus C. von. *Systema vegetabilium, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus et differentiis* / Carolus a Linné. Joannes Andreas Murray / Hrsg. / Ed. 13., accessionibus et emendationibus novissimis adornata. Gottingae; Gothae, 1774. 844 s.

Lister D.L., Bower M.A., Howe Ch.J., Jones M.K. Extraction and amplification of nuclear DNA from herbarium specimens of emmer wheat: a method for assessing DNA preservation by maximum amplicon length recovery // *Taxon*. 2008. Vol. 57, No. 1. P. 254–258.

Liu D.-C., Lan X.-J., Wang Z.-R., Zheng Y.-L., Zhou Y.-H., Yang J.-L., Yen C. Evaluation of *Aegilops tauschii* Cosson for preharvest sprouting tolerance // *Genet. Resour. Crop Evol.* 1998. Vol. 45. P. 495–498.

Longley A.E., Sando W.J. Nuclear divisions in the pollen mother-cells of *Triticum*, *Aegilops* and *Secale* and their hybrids // *J. Agr. Res.* 1930. Vol. 40, No. 8. P. 683–719.

- Löve A. *Conspectus of the Triticeae* // Feddes Repert. 1984. Vol. 95, No. 7/8. P. 425–521.
- Löve H.H., Graig W.T. The synthetic production of wild wheat forms // J. Hered. 1919. Vol. 10. P. 51–64.
- Löve H.H., Graig W.T. The inheritance of pubescent nodes in a cross between two varieties of wheat // J. Agr. Res. 1924. Vol. 28, No. 8. P. 841–844.
- Löve R.M. Chromosome number and loose smut reaction and of certain other characters in Kota × Red Bobs and Garnet crosses // Canad. J. Res. 1940. Vol. 18, No. 9. P. 415–434.
- Löve R.M. Varietal differences in meiotic chromosome behavior of Brazilian wheat // Agr. J. 1951. Vol. 43. P. 72–76.
- Luo M.C., Yang Z.L., Dvořák J. The *Q* locus of Iranian and European spelt wheat // Theor. Appl. Genet. 2000. Vol. 100. P. 602–606.
- Luo V.-C., Yang Z.-L., You F.M., Kawahara T., Waines J.G., Drořák J. The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication // Theor. Appl. Genet. 2007. Vol. 114, No. 6. P. 947–959.
- Lupton F.G.H. History of wheat breeding // Wheat breeding: Its scientific basis / Ed. F.G.H. Lupton. L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1987. P. 51–70.
- Maan S.S. Cytoplasmic and cytogenetic relationship among tetraploid *Triticum* species // Euphytica. 1973. Vol. 22, No. 2. P. 287–300.
- Maan S.S. Interspecific and intergeneric hybridisation in wheat // Wheat and wheat improvement. 2nd ed. 1987. P. 453–461.
- Maan S.S., Lucken K.A. Nucleocytoplasmic interaction involving *Aegilops* cytoplasm and *Triticum* genomes // J. Hered. 1971. Vol. 62, No. 3. P. 149–152.
- MacKey J. Neutron and x-ray experiments in wheat and revision of the speltoid problem // Hereditas. 1954. Vol. 40, No. 1. P. 65–180.
- MacKey J.M. Species relationship in *Triticum* // Proceed. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp. (1963) / Hereditas. 1966. Suppl. 2. P. 237–275.
- MacKey J. Relationship in the *Triticinae* // Proceed. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp. Canberra, 1968. P. 39–50.
- MacKey J. The boundaries and subdivision of the genus *Triticum* // Proc. 12th Intern. Bot. Congr. Leningrad, 1975. Vol. 2. P. 509.
- MacKey J. Sec. *Dicccocoides* Flaksb. of wheat, its phylogeny, diversification and subdivision // Proc. Symp. Extended Availability of Wheat Genet. Resour. Bari, 1977. P. 5–46.
- MacKey J. Comments on the basic principles of crop taxonomy // Kulturpflanze. 1981. Vol. 29. P. 199–207.
- MacKey J. A plant breeder's perspective on taxonomy of cultivated plants // Biologisches Zentralblatt. 1988. Bd. 107. S. 369–379.
- MacKey J. Wheat: Its concept, evolution and taxonomy // Durum Wheat Breeding. Current Approaches and Future Strategies / C. Royo et al. (Eds.). 2005. Vol. 1. P. 3–61.
- Maes B., Trethowan R.M., Reynolds M.P., Ginkel M. van, Skovmand B. Glume pubescence and its influence on spikelet temperature of wheat under freezing conditions // Wheat in a global environment / Eds. Z. Bedö and L. Láng. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 2001. P. 463–470.
- Maestra B., Naranjo T. Homoeologous relationships of *Aegilops speltoides* chromosomes to bread wheat // Theor. Appl. Genet. 1998. Vol. 97. P. 181–186.
- Maestra B., Naranjo T. Structural chromosome differentiation between *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* and *T. aestivum* // Theor. Appl. Genet. 1999. Vol. 98. P. 744–750.

Maier U. Morphological studies of free-threshing wheat ears from a Neolithic site in southwest Germany, and the history of the naked wheats // *Veget. Hist. and Archaeobot.* 1996. Vol. 5. P. 39–55.

Majeed-Kazi A., Rosas V., Roldan S. Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. (*Aegilops squarrosa* auct. non L.) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L. s. lat. $\times$ *T. tauschii*; $2n = 6x = 42$, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement // *Genet. Resour. Crop Evol.* 1996. Vol. 43. P. 129–143.

Malinowski E. Les hybrides du froment // *Bull. del'Acad. d. Sci. de Cracovie. Ser. B., Sci. Naturalis.* 1914. No. 3. P. 410–450.

Malinowski E. Linkage phenomena in wheat // *J. Genet.* 1926. Vol. 16, No. 2. P. 157–185.

Malyshev S., Korzun V., Efremova T.T., Börner A. Inheritance and molecular mapping of a gene determining vernalisation response in the Siberian spring rye variety “Onokhoyskaya” // *Cereal Res. Comm.* 2001. Vol. 29, No. 3/4. P. 259–265.

Mandy G. New concept of the origin of *Triticum aestivum* // *Acta Agronomica Hungarica.* 1970. Vol. 19, No. 3/4. P. 413–417.

Mansfeld R. Das morphologische System des Saatweizens, *Triticum aestivum* s.l. // *Der Züchter.* 1951. Bd. 21. S. 41–60.

Manssuri H. Genetische und cytologische Reulation an Weizen der Genomzusammensetzung AAAABB und an Kreuzungen dieser Weizen mit *Triticum aestivum* // *Z. Pflanzenzüchtung.* 1970. Bd. 64, No. 1. S. 133–181.

Martin A., Cubero J. The use *Herdeum chilense* in cereal breeding // *Cereal Res. Comm.* 1981. Vol. 9, No. 4. P. 317–323.

Martinek P., Bednář J. Changes of spike morphology (multirow spike – MRS, long glumes – LG) in wheat (*Triticum aestivum* L.) and their importance for breeding // *Intern. Conf. Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines (Novosibirsk, Russia, July 30–Aug. 3, 2001).* Novosibirsk: ICG, 2001. P. 192–194.

Martinek P., Bednář J. Gene resources with non-standard spike morphology in wheat // *Proceed. 9th Intern. Wheat Genet. Symp. Saskatoon, Canada, 1998.* Vol. 2. P. 286.

Martinič Z. Vernalization and photoperiodism of common wheat as related to the general and specific adaptability of varieties // *Plant response to climate factors: Proceed. Uppsala Symp. / R.O. Slatyer (Ed.). UNESCO, 1973.* P. 153–163.

Matsumura S., Motizuki A. Koppelungsstudien an Weizen. I. S-Gruppe // *J. Rep. Kihara Inst. Biol. Res.* 1943. Vol. 1, No. 2. S. 14–23.

Matsuoka Y. Evolution of polyploid *Triticum* wheats under cultivation: The role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification // *Plant Cell Physiol.* 2011. Vol. 52, No. 5. P. 750–764.

Matsuoka Y., Nasuda S. Durum wheat as a candidate for the unknown female progenitor of bread wheat: an empirical study with a highly fertile F_1 hybrid with *Aegilops tauschii* Coss. // *Theor. Appl. Genet.* 2004. Vol. 109. P. 1710–1717.

Mayden P.L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of species problem // *Species: the units of biodiversity / Eds. M.F. Claridge, H.A. Dawah, M.R. Wilson. L.: Chapman and Hall, 1997.* P. 381–424.

Maystrenko O.I., Aliev E.B. Chromosomal location of genes responsible for photoperiodic reaction in non-sensitive spring variety of common wheat, Sharbati Sonora // *Cereal Res. Comm.* 1985. Vol. 13. P. 363–369.

McFadden E.S., Sears E.R. The origin of *Triticum spelta* and its free threshing hexaploid relatives // J. Hered. 1946. Vol. 37. P. 107–116.

McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat // Proceed. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Missouri, 1973. P. 893–937.

McIntosh R.A., Baker E.P. A linkage map for chromosome 2D // Proceed. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp. / K.W. Findlay, K.W. Shepherd (Eds.). Austr. Acad. Sci. Canberra, 1968. P. 305–309.

McIntosh R.A., Bennett F.G.A. Telocentric mapping of genes *Pm3a* and *Hg* on chromosome 1A of hexaploid wheat // Cereal Res. Comm. 1978. Vol. 6. P. 9–14.

McIntosh R.A., Hart G.E., Devos K.M., Gale M.D., Rogers W.J. Catalogue of gene symbols for wheat // Proceed. 9th Intern. Wheat Genet. Symp. Saskatoon, Canada, 1998. Vol. 5. P. 1–235.

McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubkovsky J., Rogers J., Morris C., Somers D.J., Appels R., Devos K.M. Catalogue of gene symbols for wheat // 11th Inter. Wheat Genet. Symp., Australia 2008. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>

McIntosh R.A., Dubkovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2009 Supplement // Ann. Wheat Newsl., 2009. Vol. 55. P. 256–278.

McIntosh R.A., Dubkovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2010 Supplement // Ann. Wheat Newsl., 2010. Vol. 56. P. 273–282.

McIntosh R.A., Dubkovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2011 Supplement // <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2011.pdf>

McKinney H.H. Vernalization and the growth-phase concept // Botanical Review. 1940. Vol. 6, No. 1. P. 25–47.

McNeill J., Barrie F.R., Burdett H.M., Demoulin V., Hawksworth D.L., Marhold K., Nicolson D.H., Prado J., Silva P.C., Skog J.E., Wiersema J.H., Turland N.J. (Eds.). International code of botanical nomenclature (Vienna code), adopted by seventeenth International Botanical Congress, Vienna, Austria, July 2005. Publ., Hardcover, 2006. (Regnum Vegetable, Vol. 146).

Megyeri M., Mikó P., Molnár I., Kovács G. Development of synthetic amphiploids based on *Triticum turgidum* × *T. monococcum* crosses to improve the adaptability of cereals // Acta Agronomica Hungarica. 2011. Vol. 59 (3). P. 267–274.

Melburn M.C., Thompson W.P. The cytology of a tetraploid wheat hybrid (*Triticum spelta* × *T. monococcum*) // Amer. J. Bot. 1927. Vol. 14, No. 6. P. 327–333.

Mello-Sampayo Y., Viegas W.S. Chromosome engineering in hybrids involving durum wheat // Proceed. Symp. on Genetic, Breeding of Durum Wheat (Bari, 14–18 May, 1973). Bari, 1973. P. 79–90.

Meltz G., Schlegel R., Thiele V. Genetic linkage map of rye (*Secale cereale* L.) // Theor. Appl. Genet. 1992. Vol. 85, No. 1. P. 33–45.

Metten D., Blutner W.D., Weinrich M. Studies on the nature and the possible origin of the spontaneously translocation 1B-1R chromosome in wheat // Wheat Inf. Serv. 1978. Vol. 47/48. P. 12–16.

Miller T.E. Systematics and evolution // Wheat breeding: Its scientific basis / Ed. F.G.H. Lupton. L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1987. P. 1–30.

Miller T.E., Reader S.M. A major deletion of part of chromosome 5A of *Triticum aestivum* // Wheat Inf. Serv. 1982. No. 55. P. 10–12.

Mir R.R., Kumar J., Balyan H.S., Gupta P.K. A study of genetic diversity among Indian bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars released during last 100 years // Genet Resour Crop Evol. 2012. DOI 10.1007/s10722-011-9713-6

Miura H., Worland A.J. Genetic control of vernalization, daylength response, and earliness *per se* by homoeologous group-3 chromosomes in wheat // Plant Breed. 1994. Vol. 113. P. 160–169.

Miyashita N., Mori N., Tsunewaki K. Molecular variation in chloroplast DNA regions in ancestral species of wheat // Genetics. 1994. Vol. 137. P. 883–889.

Mizuno N., Yamasaki M., Matsuoka Y., Kawahara T., Takumi S. Population structure of wild wheat D-genome progenitor *Aegilops tauschii* Coss.: implications for intraspecific lineage diversification and evolution of common wheat // Molecular Ecology. 2010. Vol. 19. P. 999–1013.

Mochizuki A. The monosomics of durum wheat // Proceed. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp. / K.W. Findlay, K.W. Shepherd (Eds.). Austr. Acad. Sci. Canberra, 1968. P. 310–315.

Moench C. Methodus plantas horti botanici et agri Marburgensis. Marburg, 1794. 780 p.

Mooney M., Freeling M. Using regulatory genes to investigate the evolution of leaf form // Maydica. 1997. Vol. 42. P. 173–184.

Morgounov A., Zykina V.A., Sereda G.A., Urazaliev R.A. Siberian and North Kazakhstan wheat pool / A.P. Bonjean, W.J. Angus (Eds.) // The world wheat book, a history of wheat breeding. L.: Lavoisier Publishing, 2001. P. 755–772.

Mori N., Tsunewaki K. Distribution of the necrosis and chlorosis genes in two wild tetraploid wheat, *Triticum dicoccoides* and *T. araraticum* // Japan. J. Genet. 1992. Vol. 67. P. 371–380.

Mori N., Tsunewaki K. Wheat phylogeny determined by RFLP analysis of nuclear DNA. 2. Wild tetraploid wheats // Theor. Appl. Genet. 1995. Vol. 90. P. 129–134.

Mori N., Ishii T., Ishido T., Hirosawa S., Watatani H. et al. Origin of domesticated emmer and common wheat inferred from chloroplast DNA fingerprinting // Proc. 10th Intern. Wheat Genet. Symp. (1–6 September 2003, Paestum, Italy). Rome: Istituto Sperimentale per la Cerealicoltura, 2003. P. 25–28.

Morris R. Locations of genes for wheat characters by chromosomes // Ann. Wheat Newsl. 1959. No. 6. P. 1–13.

Morris R. Locations of genes for wheat characters by chromosomes // Ann. Wheat Newsl. 1960. No. 7. P. 3–7.

Morris R. Additions to list of chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1961. No. 8. P. 5–6.

Morris R. Additions to list of chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1962. No. 9. P. 8–10.

Morris R. Additions to list of chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1963. No. 10. P. 15–17.

Morris R. Additions to list of chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1964. No. 11. P. 11–14.

Morris R. Additions to list of chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1965. No. 12. P. 11–12.

Morris R. Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1966. No. 13. P. 26–29.

Morris R. Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1967. No. 14. P. 6–9.

- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1968. No. 15. P. 20–25.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1969. No. 16. P. 8–13.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1970. No. 17. P. 10–15.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1971. No. 18. P. 3–12.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1972. No. 19. P. 8–18.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1973. No. 20. P. 20–44.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1974. No. 21. P. 34–45.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1975. No. 22. P. 5–23.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1976. No. 23. P. 10–17.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1977. No. 24. P. 4–17.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1978. No. 25. P. 19–30.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1979. No. 26. P. 14–27.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1980. No. 27. P. 11–18.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1981. No. 28. P. 10–26.
- Morris R.** Chromosomal locations of genes for wheat characters // Ann. Wheat Newsl. 1982. No. 29. P. 17–25.
- Morris R., Sears E.R.** The cytogenetics of wheat and its relatives // Wheat and wheat improvement. Madison: Amer. Soc. Agron., 1967. P. 19–87.
- Morrison J.W.** The monosomic analysis of growth habit in winter wheat // Z. Vererb. 1960. Bd. 91, No. 2. S. 141–151.
- Morrison L.A.** *Triticum-Aegilops* systematics: taking an integrative approach // Biodiversity and wheat improvement / A.B. Damania (Ed.). L.: John Wiley and Sons, 1993. P. 59–66.
- Morrison L.A.** Taxonomic issues in *Triticum* L. and *Aegilops* L. // Wheat Inf. Serv. 1998. No. 86. P. 49–53.
- Morrison L.A.** The Percival Herbarium and wheat taxonomy: yesterday, today and tomorrow // Wheat taxonomy: the legacy of John Percival. The Linnean: special issue. 2001. No. 3. P. 65–80.
- Moseman J.G., Smith L.** Gene location by threepoint test and telocentric half-chromosome fragment in *Triticum monococcum* // Agr. J. 1954. Vol. 46, No. 3. P. 120–124.
- Multani D.S., Sharma S.K., Dhaliwal H.S., Gill K.S.** Inheritance of induced morphological mutants in *Triticum monococcum* L. // Plant Breed. 1992. Vol. 109. P. 259–262.
- Murai K., Miyamae M., Kato H., Takumi S., Ogihara Y.** *WAP1*, a wheat *APETALA1* homolog, play a central role in the phase transition from vegetative to reproductive growth // Plant Cell Physiol. 2003. Vol. 44. P. 1255–1265.

Muramatsu M. Dosage effect of the *Spelta* gene of hexaploid wheat // *Genetics*. 1963. Vol. 48. P. 469–482.

Muramatsu M. Phenotypic expression of the *vulgare* gene *Q* in tetraploid wheat // *Proceed. 5th Intern. Wheat Genet. Symp.* / S. Ramanujam (Ed.). New Delhi: Indian Soc. Genet. Plant Breed., 1978. Vol. 1. P. 92–102.

Muramatsu M. The *vulgare* super gene, *Q*: its universality in *durum* wheat and its phenotypic effects in tetraploid and hexaploid wheats // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1986. Vol. 28, No. 1. P. 30–41.

Nakai Y. The origin of the tetraploid wheats revealed from the study on esterase isozyme // *Proceed. 5th Intern. Wheat. Genet. Symp.* 1978. P. 108–119.

Nakai Y., Tsunewaki K. Geographical distribution of spring and winter wheat types // *Seikenh Ziho*. 1967. Vol. 19. P. 47–53. (in Japan).

Nakamura H. Allelic variation at high-molecular-weight glutenin subunit loci, *GluA1*, *GluB1* and *GluD1*, in Japanese and Chinese hexaploid wheats // *Euphytica*. 2000. Vol. 112. P. 187–193.

Nalam V.J., Vales M.I., Watson C.J.W., Kianian S.F., Riera-Lizarazu O. Map-based analysis of genes affecting the brittle rachis character in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2006. Vol. 112. P. 373–381.

Nandpuri K.S. Inheritance of date of heading in three wheat crosses // *Indian J. Genet., Plant Breed.* 1959. Vol. 19, No. 2. P. 186–193.

Naranjo T., Roca A., Goicoechea P.G., Giraldez R. Chromosome structure of common wheat: Genome reassignment of chromosomes 4A and 4B // *Proceed. 7th Intern. Wheat Genet. Symp.* Cambridge, 1988. Vol. 1. P. 115–120.

Nataranjan A.T., Sharma N.P. Chromosome banding patterns and the origin of the B genome in wheat // *Genet. Res.* 1974. Vol. 21. P. 103–108.

Neef R. Overlooking the stppe forest: preliminary report on the botanical remains from early Neolithic Göbekli Tepe (southern Turkey) // *Neo-lithics*, 2003. Vol. 2. P. 13–15.

Nelson J.C., Sorrells M.E., Deynze A.E.V., Lu Y.H., Atkinson M., Bernard M., Leroy P., Faris J.D., Anderson J.A. Molecular mapping of wheat: major genes and rearrangements in homoeologous groups 4, 5 and 7 // *Genetics*. 1995. Vol. 141. P. 721–731.

Nesbitt M. Wheat evolution: integrating archaeological and biological evidence // *Wheat taxonomy: the legacy of John Percival. The Linnean: special issue*. 2001. No. 3. P. 37–59.

Nesbitt M. When and where did domesticated cereals first occur in south-west Asia? // *The down of farming in the Near East. Berlin: Ex oriente*, 2002. P. 113–132.

Nesbitt M., Samuel D. From staple crop to extinction? The archaeology and history of the hulled wheats // *Hulled wheats: Proceed. 1st Intern. Workshop on Hulled Wheats. 21–22 July 1995, Castelvechio Pascoli, Tuscany, Italy.* (Eds. S. Padulosi et al.). IPGRI, 1996. P. 41–100.

Nesbitt M., Samuel D. Wheat domestication: archaeobotanical evidence // *Science*. 1998. Vol. 279. 1433.

Nevo E. Genetic resources of wild emmer, *Triticum dicoccoides*, for wheat improvement in the third millenium // *Israel J. Plant Sci.* 2001. Vol. 49. P. s77–s91.

Nilan R.A. The cytology and genetics of barley: 1951–1962. Monograph Suppl. No. 3. Research Studies. Wash. State Univ., 1964. Vol. 32, No. 1. 278 p.

Nilsson-Ehle H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen // *Lunds Univ. Arsk. N. F.*, 1909. Bd. 5. S. 1–122.

Nilsson-Ehle H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. II // Lunds Univ. Arsk. N. F. Afd. 2, 1911. Bd. 7, No. 6. 84 s.

Nilsson-Ehle H. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen // Bot. Notiser. 1917. P. 305–329. (цит. по: [Васильев Б.И., Каменик И.А., 1935]).

Nilsson-Ehle H. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. II) // Hereditas. 1920. Bd. 1. S. 277–311.

Nilsson-Leissner G. Beitrage zur Genetik von *Triticum Spelta* und *Triticum vulgare*. 1 // Hereditas. 1925. Bd. 7. S. 1–74.

Ning S.-Z., Chen Q.-J., Yuan Z.-W., Zhang L.-Q., Yan Z.-H., Zheng Y.-L., Liu D.-C. Characterization of WAP2 gene in *Aegilops tauschii* and comparison with homoeologous loci in wheat // J. Systematics and Evolution. 2009. Vol. 47. P. 543–551.

Nishikawa K. Species relationship of wheat and its putative ancestors as viewed from isozyme variation // Proceed. 6th Intern. Wheat Genet. Symp. Kyoto, 1983. P. 53–63.

Nishikawa K., Furuta Y., Yamada T., Kudo S. Genetic studies of α -amylase isozymes in wheat. VII. Variation in diploid ancestral species and phylogeny of tetraploid wheat // J. Genet. 1992. Vol. 67. P. 1–15.

Ogihara Y., Tsunewaki K. Diversity and evolution of chloroplast DNA in *Triticum* and *Aegilops* as revealed by restriction fragment analysis // Theor. Appl. Genet. 1988. Vol. 76. P. 321–332.

Olson G.A., Schafer E.G., McCall M.A., Hill C.E. [Report of work with field crop in Washington] // Washington Station Bull. 1920. Vol. 155. P. 26–29, 46–49.

Özkan H., Tuna M., Kilian B., Mori N., Ohta S. Genome size variation in diploid and tetraploid wild wheats // AoB Plants. 2010: plq015. doi: 10.1093/aob-pla/plq015

Özkan H., Willcox G., Graner A., Salamini F., Kilian B. Geographic distribution and domestication of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) // Genet. Resour. Crop Evol. 2011. Vol. 58. P. 11–53.

Özkan H., Brandolini A., Pozzi C., Effgen S., Wunder J., Salamini F. A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats // Theor. Appl. Genet. 2005. Vol. 110, No. 6. P. 1052–1060.

Padilla J.A., Martin A. Cytology, fertility and morphology of amphiploid *Hordeum chilense* $\times$ tetraploid wheat (*Tritordeum*) // Plant Breed. 1987. Vol. 99, No. 4. P. 292–302.

Panayotov I., Gotsov K. Interactions between nucleus of *Triticum aestivum* L. and cytoplasms of certain species of *Triticum* and *Aegilops* // Proceed. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Columbia, 1973. P. 381–383.

Papoglou Ch., Coucolli H., Tsekos I. Speltoid mutants of *Triticum aestivum* studied by cytological and electrophoretical methods // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 1981. Bd. 93, No. 4. S. 689–700.

Parodi L.R. Una especie de trigo que debe cambiar de nombre *Triticum paradoxum*, nom. nov. // Revista Argentina de agronomia (Buenos Aires). 1940. Vol. 7. P. 49–50.

Paterson A.H., Lin Y.-R., Li Z., Schertz K.F., Doebley J.F., Pinson S.R.M., Liu S.-C., Stansel J.W., Irvine J.E. Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic loci // Science. 1995. Vol. 269. P. 1714–1718.

- Pathak N.** Studies in the cytology of cereals // J. Genet. 1940. Vol. 39. P. 437–467.
- Payne P.I., Lawrence G.J.** Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1* and *Glu-D1*, which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat // Cereal Res. Comm. 1983. Vol. 11, No. 1. P. 29–33.
- Peleg Z., Fahima T., Korol A.B., Abbo S., Saranga Y.** Genetic analysis of wheat domestication and evolution under domestication // Exp. Bot. 2011. Vol. 62 (14). P. 5051–5061.
- Peng Z.-S., Liu D.-C., Yen Chi, Yang J.-L.** Crossability of tetraploid landraces native to Sichuan, Shaanxi, Gansu and Xinjiang provinces, China with rye // Genet. Resour. Crop Evol. 1998. Vol. 45. P. 57–62.
- Peng J.H., Sun D., Nevo E.** Domestication evolution, genetics and genomics in wheat // Mol. Breed. 2011. Vol. 28. P. 281–301.
- Percival J.** The wheat plant: A monograph. L.: Duckworth and Co., 1921. 463 p.
- Percival J.** The morphology and cytology of some hybrids of *Aegilops ovata* L. ♀ × wheats ♂ // J. Genet. 1926. Vol. 16, No. 1. P. 49–68.
- Pestsova E., Ganai M.W., Röder M.S.** Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat // Genome. 2000a. Vol. 43. P. 689–697.
- Pestsova E., Korsun V.N., Goncharov N.P., Hammer K., Röder M.S.** Microsatellite analysis of *Aegilops tauschii* germplasm // Theor. Appl. Genet. 2000b. Vol. 101. P. 100–106.
- Petermann W.L.** Deutschlands Flora, 27, 1. Leipzig, 1849. 668 s.
- Philipschenko Jur.** Über die systematische Stellung des Einkorn-Weizens und nochmals über die Entwicklung der Weizenähre // Z. Abstamm. Vererbungslehre. 1930. Bd. 54. S. 311–318.
- Pickering R.A.** Crossability relationship between certain species in the *Hordeae* // Barley Genet. Newsl. 1984. No. 8. P. 14–17.
- Piech J.** Genetic analysis of photoperiodic insensitivity in wheat *Triticum aestivum* L. // Genet. Polon. 1969. Vol. 10, No. 3/4. P. 99–100.
- Pietro M.E., Tuleen N.A., Hart G.E.** Development of wheat *Triticum searsii* disomic chromosome addition lines // Proceed. 7th Intern. Wheat Genet. Symp. Cambridge / T.E. Miller and R.M.D. Koebner (Eds.). 1988. Vol. 1. P. 409–414.
- Pintus M.J.** Inheritance of heading date in some spring wheat varieties // Crop Sci. 1963. Vol. 3. P. 301–304.
- Pirasteh B., Welsh J.R.** Monosomic analysis of photoperiod response in wheat // Crop Sci. 1975. Vol. 15, No. 4. P. 503–505.
- Ponga N.E.** Interaction of kinetin and day length on vernalization of winter wheat // Cereal Res. Comm. 1979. Vol. 7 (3). P. 175–181.
- Pourkheirandish M., Komatsuda T.** The Importance of Barley Genetics and Domestication in a Global Perspective // Annals of Botany. 2007. Vol. 100. P. 999–1008.
- Powers L.R.** The nature and interaction of genes differentiating habit of growth in a cross between varieties of *Triticum vulgare* // J. Agr. Res. 1934. Vol. 49, No. 7. P. 573–605.
- Poyarkova H.** Morphology, geography and infraspecific taxonomics of *Triticum dicoccoides* Körn. A retrospective of 80 years of research // Euphytica. 1988. Vol. 38. P. 1–23.

Pratchett N., Laurie D.A. Genetic map location of the barley developmental mutant *liguleless* in relation to RFLP markers // *Hereditas*. 1994. Vol. 120, No. 1. P. 35–39.

Preston J.C., Kellogg E.A. Reconstructing the evolutionary history of paralogous APETALA1/FRUITFULL-like genes in grasses (*Poaceae*) // *Genetics*. 2006. Vol. 174. P. 421–437.

Proskowetz E. von. Welches Werthverhältniss besteht zwischen den Landrasen landwirthschaftlicher Culturpflanzen und den sogenannten Züchtungsrasen? // Intern. land- und forstwirthschaftlicher Congress zu Wien 1890. Section I. Landwirtschaft. Subsection: Pflanzenbau. 1890. Frage 5. H. 13. S. 3–18.

Puchta H. The repair of double-strand breaks in plants: Mechanisms and consequences for genome evolution // *J. Exp. Bot.* 2005. Vol. 56. P. 1–14.

Pugsley A.T. The preservation of world genetic stocks // *Proceed. 1st Intern. Wheat Genet. Symp.* Winnipeg, Canada, 1958. P. 140–142.

Pugsley A.T. The inheritance of vernalization response in Australian spring wheats // *Austr. J. Agr. Res.* 1963. Vol. 14. P. 622–627.

Pugsley A.T. Inheritance of a correlated day-length response spring wheat // *Nature*. 1965. Vol. 207, No. 4992. P. 108.

Pugsley A.T. The photoperiodic sensitivity of some spring wheat with special reference to the variety Thatcher // *Austr. J. Agr. Res.* 1966. Vol. 17, No. 5. P. 591–599.

Pugsley A.T. Genetic studies of phasic development and their application to wheat breeding // *Proceed. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp.* Canberra, 1968. P. 288–293.

Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit in wheat // *Austr. J. Agr. Res.* 1971. Vol. 22. P. 21–31.

Pugsley A.T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat // *Euphytica*. 1972. Vol. 21. P. 547–552.

Pujar S., Tamhankar S.A., Rao V.S., Gupta V.S., Naik S., Ranjekar P.K. Arbitrarily primed-PCR based diversity assessment reflects hierarchical groupings of Indian tetraploid wheat genotypes // *Theor. Appl. Genet.* 1999. Vol. 99. P. 868–876.

Pukhalskiy V.A., Martinov S.P., Dobrotvorskaya T.V. Analysis of geographical and breeding-related distribution of hybrid necrosis genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Euphytica*. 2000. Vol. 114. P. 233–240.

Pukhalskiy V.A., Udachin R.A., Bilinskaya E.N. Hybrid necrosis genes in aboriginal wheats of Middle Asia in the light of the problem of the primary centers of biodiversity of the *Triticum* L. genus // *Euphytica*. 2009. Vol. 165. P. 533–543.

Qi L.L., Echaliier B., Chao S. et al. A chromosome bin map of 16,000 expressed sequence tag loci and distribution of genes among the three genomes of polyploid wheat // *Genetics*. 2004. Vol. 168. P. 701–712.

Quisenberry K.S. Inheritance of winterhardiness, growth habit and stem rust reaction in crosses between Minhardi winter and H-44 spring wheats // *USDA Tech. Bull.* 1931. Vol. 218. 45 p.

Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. // *Euphytica*. 1998. Vol. 100, No. 1/3. P. 323–340.

Rao M.V.P. Mapping of the compactum gene *C* on chromosome 2D of wheat // *Wheat Inf. Serv.* 1972. No. 35. P. 9.

- Rao M.V.P.** Mapping of the *sphaerococcum* genes's on chromosome 3D of wheat // Cereal Res. Comm. 1977. Vol. 5. P. 15–17.
- Rao M.V.P.** Telocentric mapping of the arm inhibitor gene *Hd* on chromosome 4B of common wheat // Cereal Res. Comm. 1981. Vol. 9. P. 335–337.
- Raskina O., Belyayev A., Nevo E.** Repetitive DNAs of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) and their relation to S-genome species: molecular cytogenetic analysis // Genome. 2002. Vol. 45. P. 391–401.
- Raskina O., Belyayev A., Nevo E.** Quantum speciation in *Aegilops*: molecular cytogenetic evidence from rDNA cluster variability in natural populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. Vol. 101. P. 14818–14823.
- Rayburn A.L., Mornhinweg D.W.** Inheritance of a 1BL/1RS wheat-rye translocated chromosome in wheat // Crop Sci. 1988. Vol. 28, No. 4. P. 709–711.
- Rees H.** Deoxyribonucleic acid and the ancestry of wheat // Nature. 1963. Vol. 198. P. 108–109.
- Rees H., Walters M.R.** Nuclear DNA and the evolution of wheat // Heredity. 1965. Vol. 20, No. 1. P. 73–82.
- Regel E.** Verwandlung von *Aegilops ovata* im *Triticum* Arten // Gartenflora. 1853. Bd. 2. S. 280–281.
- Regel E.** Der Bastard zwischen *Aegilops ovata* und *Triticum vulgare* // Bonplandiar. 1856. Bd. 4. S. 245–246.
- Riley R.** Genotype-environmental interaction affecting chiasme frequency in *Triticum aestivum* // Chromosomes today. 1966. Vol. 1. P. 57.
- Riley R., Bell G.D.** The evaluation of synthetic species // Proceed. 1st Intern. Wheat Genet. Symp. Winnipied, Canada. 1958. P. 161–180.
- Riley R., Chapman V.** Cytological determination of the homeology of chromosome *Triticum aestivum* // Nature. 1958. Vol. 182, No. 4637. P. 713–715.
- Riley R., Chapman V.** The D genome of hexaploid wheat // Wheat Inf. Serv. 1960. Vol. 2. P. 18–19.
- Riley R., Chapman V.** The inheritance in wheat of crossability with rye // Genet. Res. (Camb.). 1967. Vol. 9. P. 256–267.
- Riley R., Unrau J., Chapman V.** Evidence on the origin of the B genome of wheat // J. Hered. 1958. Vol. 49, No. 2. P. 91–98.
- Rimpau W.** Kreuzungs Produkte landwirtschaftlicher Kulturpflanzen // Landwirtschaft. Jahrb. 1891. Bd. 20. S. 335–371.
- Roberts D.W.A., McDonald M.D.** Evidence for the multiplicity of alleles at *Vrn1*, the winter-spring habit locus in common wheat // Canad. J. Genet. Cytol. 1984. Vol. 26, No. 2. P. 191–193.
- Robson F., Costa M.M., Hepworth S.R., Vizir I., Pinciro M., Reeves P.H., Putterill J., Coupland G.** Functional importance of concerned domains in the flowering-time gene *CONSTANS* demonstrated by analysis of mutant alleles and transgenic plants // Plant J. 2001. Vol. 28. P. 619–631.
- Röder M.S., Korsun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.-H., Leroy P., Canal M.W.** A microsatellite map of wheat // Genetics. 1998. Vol. 149. P. 2007–2023.
- Rowland G.G., Kerber E.R.** Telocentric mapping in hexaploid wheat of genes for rust resistance and other characters derived from *Aegilops squarrosa* // Canad. J. Genet. Cytol. 1974. Vol. 16. P. 137–144.
- Rules** for nomenclature and symbolization of genes, and gene symbols in wheat // Wheat Inf. Serv. 1954. Vol. 1. P. 25–34.

Sakamura T. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten // Bot. Mag. (Tokyo). 1918. Bd. 32. S. 151–154.

Salamini F., Özkan H., Brandolini A., Schäfer-Pregl R., Martin W. Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East // Nature Rev. Genetics. 2002. Vol. 3. P. 429–441.

Salina E., Börner A., Leonova I., Korsun V., Laikova L., Maystrenko O., Röder M.S. Microsatellite mapping of the induced sphaerococcoid mutation genes in *Triticum aestivum* // Theor. Appl. Genet. 2000. Vol. 100. P. 686–689.

Salina E.A., Sergeeva E.M., Adonina I.G., Shcherban A.B., Belcram H., Huneau C., Chalhoub B. The impact of Ty3-gypsy group LTR retrotransposons Fatima on B-genome specificity of polyploid wheats // BMC Plant Biology. 2011. Vol. 11. P. 99.

Sankari M.N. Ecogeographical survey of *Aegilops* in Syria // Wheat Genet. Res. / Meeting Devias Needs. J.P. Srivastva, A.B. Damania (Eds.). 1990. P. 147–160.

Santra D.K., Santra M., Allan R.E., Campbell K.G., Kidwell K.K. Genetic and Molecular characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from the Pacific Northwest Region of the U.S.A. // Plant Breed. 2009. Vol. 128. P. 576–584.

Sarkar P., Stebbins G.L. Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat // Amer. J. Bot. 1956. Vol. 43. P. 297–304.

Sarma R.N., Fish L., Gill B.S., Snape J.W. Physical characterisation of the homoeologous group 5 chromosomes of wheat in terms of rice linkage blocks, and physical mapping of some important genes // Genome. 2000. Vol. 43. P. 191–198.

Sasanuma T., Miyashita N.T., Tsunewaki K. Wheat phylogeny determined by RFLP analysis of nuclear DNA. 3. Intra- and interspecific variation of five *Aegilops Sitopsis* species // Theor. Appl. Genet. 1996. Vol. 92. P. 928–934.

Savolainen P., Leiner T., Wilton A.N., Matisso-Smith E., Lundberg J. A detailed picture of the origin of the Australian dingo, obtained from the study of mitochondrial DNA // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2004. Vol. 101. P. 387–390.

Sax K. Sterility in wheat hybrids. I. Sterility relationships and endosperm development // Genetics. 1921. Vol. 6. P. 399–416.

Sax K. Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids // Genetics. 1922. Vol. 7. P. 513–552.

Sax K., Sax H.J. Chromosome behaviour in a genus cross // Genetics. 1924. Vol. 9. P. 454–464.

Scarth R., Law C.N. The location of the photoperiod gene *Ppd2* and additional genetic factor for ear-emergence time on chromosome 2B of wheat // Heredity. 1983. Vol. 51, No. 3. P. 607–619.

Scarth R., Law C.N. The control of the day length response in wheat by the group 2 chromosomes // Z. Pflanzenzüchtung. 1984. Bd. 93, No. 2. S. 140–150.

Schiemann E. Weizen, Roggen, Gerste. Systematik, Geschichte, und Verwendung. Jena: Fisher, 1948. 102 s.

Schiemann E., Staudt G. *Triticum dimococcum*, a new amphidiploid from the hybrid *Triticum dicoccum* × *monococcum* // Wheat Inf. Serv. 1956. Vol. 3, No. 4. P. 3–5.

Schiemann E., Staudt G. *Triticum* × *dimococcum* ein Amphidiploid mit den Genome AAAABB // Züchter. 1958. Bd. 28, H. 4. S. 166–184.

Schlegel R., Meinel A. Quantitative trait locus (*QTL*) on chromosome arm 1RS of rye and its effect on yield performance of hexaploid wheat // *Cereal Res. Comm.* 1994. Vol. 22, No. 1/2. P. 7–13.

Schlumbaum A., Jacomet S., Neuhaus J.-M. Coexistence of tetraploid and hexaploid naked wheat in a Neolithic Lake Dwelling of Central Europe: Evidence from morphology and ancient DNA // *J. Archaeol. Sci.* 1998. Vol. 25. P. 1111–1118.

Schmalz H. Untersuchungen zur Vererbung des Sommer-Winter-Typus und der Winterfestigkeit, sowie morphologischer und etragsphysiologischer Merkmale des Weizens // *Kuhn-Archiv.* 1958. Bd. 72. S. 435–437.

Schmidt J.W., Johnson V.A. A sphaerococcum-like tetraploid wheat // *Crop Sci.* 1963. Vol. 3. P. 98–99.

Schrank F.P. von. *Baierische Flora.* München, 1789. Bd. 1. 753 s.

Schübler G. Characteristicen et descriptiones cerealium in horto academico Tubingensi et in Wurtembergia cultorum annexis observationibus de plantatione et ubertate eorum. *Dissertatio inauguralis botanica*, Tubingae, 1818. 47 s.

Schulz A. *Die Geschichte der Kultiwierten Getreide.* Halle am Saale: L.: Neubert Verlag, 1913. 134 s.

Schweinfurth C. Über die von A. Aaronsohn ausgeführten Nachforschungen nach dem wilden Emmer (*Triticum dicoccoides* Körn.) mit einer Nachschrift von P. Ascherson // *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft.* (Berlin). 1908. Bd. 26a. S. 309–324.

Sears E.R. Amphidiploids in the seven-chromosome *Triticinae* // *Mo Agr. Exp. Stat. Res. Bull.* 1941a. No. 336. P. 1–46.

Sears E.R. Chromosome pairing and fertility in hybrids and amphidiploids in the *Triticinae* // *Mo Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* 1941b. No. 337. P. 1–20.

Sears E.R. Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. II. Additional chromosomal aberrations in *Triticum vulgare* // *Genetics.* 1944. Vol. 29, No. 3. P. 232–246.

Sears E.R. The *sphaerococcum* gene in wheat // *Genetics.* 1947. Vol. 32. P. 232–246.

Sears E.R. The cytology and genetics of the wheats and their relatives // *Advances in Genet.* 1948. Vol. 2. P. 239–270.

Sears E.R. Nullisomic analysis in common wheat // *Amer. Nat.* 1953. Vol. 87. P. 245–252.

Sears E.R. The aneuploids of common wheat // *Mo Agr. Exp. Stat. Res. Bull.* 1954. No. 572. P. 1–59.

Sears E.R. An induced gene transfer from *Aegilops* to *Triticum* // *Genetics.* 1955. Vol. 40. P. 595.

Sears E.R. The B genome of *Triticum* // *Wheat Inf. Serv.* 1956a. Vol. 4, No. 6. P. 8–10.

Sears E.R. The systematics, cytology and genetics of wheat / Sears E.R., Ausemus E.R., Wienhues F. *Weizen (Triticum L.)* // *Handbuch der pflanzenzüchtung.* 1956b. Bd. 2. S. 164–187.

Sears E.R. Identification of wheat chromosome carrying leaf rust resistance from *Aegilops umbellulata* // *Wheat Inf. Serv.* 1961. No. 12. P. 12–13.

Sears E.R. Chromosome mapping with the aid of telocentrics // *Proceed. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp.* / J. MacKey (Ed.). *Hereditas.* 1966. Suppl. 2. P. 370–381.

Sears E.R. An induced homologous-pairing mutant in *Triticum aestivum* // *Genetics.* 1975. Vol. 80. P. 74.

- Sears E.R. A synthetic hexaploid wheat with fragile rachis // Wheat Inf. Serv. 1976. No. 41/42. P. 31–32.
- Sears E.R., Okamoto M. Intergenomic relationships in hexaploid wheat // Proceed. 10th Intern. Congr. Genet. 1958. Vol. 2. P. 258–259.
- Sears E.R., Sears L.M.S. The telocentric chromosomes of common wheat // Proceed. 5th Intern. Wheat Genet. Symp. / S. Ramanujam (Ed.). New Delhi: Indian Soc. Genet. Plant Breed., 1978. Vol. 1. P. 389–407.
- Sergeeva E., Salina E.A., Adonina I.G., Chalhoub B. Evolutionary analysis of the CACTA DNA-transposon *Caspar* across wheat species using sequence comparison and in situ hybridization // Molec. Gen. Genom. 2010. Vol. 284. P. 11–23.
- Seringe N.C. Mélanges botaniques, ou Recueil d'observations, mémoires et notices sur la botanique. 1819. Vol. 1, N 2. Monographie des céréales de la Suisse. Berne, Leipsic, 1818. P. 65–244.
- Seringe N. Descriptions et figures des céréales européennes // Annales de la Soc. Royale d'Agr. de Loyn. 1841. (Vol. 4. P. 65–155).
- Shao Q., Li C., Basang C. Semi-wild wheat from Xizang (Tibet) // Acta Genetica Sinica. 1980. Vol. 7, No. 2. P. 149–156. (In Chinese with Engl. Summary).
- Sharma H.C., Gill B.S. Current status of wide hybridization in wheat // Euphytica. 1983. Vol. 37. P. 17–31.
- Sharman B.C. Interpretation of the morphology of various naturally occurring abnormalities of the inflorescence of wheat (*Triticum*) // Canad. J. Bot. 1967. Vol. 45. P. 2073–2080.
- Shcherban A.B., Efremova T.T., Salina E.A. Identification of a new *Vrn-B1* allele using two near-isogenic wheat lines with difference in heading time // Mol. Breeding. 2012. Vol. 29. P. 675–685.
- Sheldon C.C., Rouse D.T., Finnegan E.J., Peacock W.J., Dennis E.S. The molecular basis of vernalization: The central role of *FLOWERING LOCUS C (FLC)* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. Vol. 97. P. 3753–3758.
- Shen T.H., Tai S.E., Chang S.C. The transgressive inheritance of reaction to flag smut, earliness of heading, partial sterility, and stiffness of glume in a varietal cross of wheat // J. Amer. Soc. Agron. 1938. Vol. 30, No. 1. P. 38–79.
- Shindo C., Sasakuma T. Early heading mutants of *T. monococcum* and *Ae. squarrosa*, A- and D-genome ancestral species of hexaploid wheat // Breed. Sci. 2001. Vol. 51. P. 95–98.
- Siddiqui K.A. Extraction of ancestral constituents of natural polyploids. I. Production of pentaploids (AABBDD) for extracting the tetraploids (AABB) components of hexaploid *Triticum aestivum* // Pakistan J. Bot. 1969. Vol. 1. P. 67–76.
- Siddiqui K.A. Extraction of AADD component of *Triticum aestivum* (AABBDD) // Hereditas. 1970. Vol. 68, No. 1. P. 151–158.
- Siedler H., Messmer M.M., Schachermayr G.M. Genetic diversity in European wheat and spelt breeding material RFLP data // Theor. Appl. Genet. 1994. Vol. 88, No. 8. P. 994–1003.
- Simeone R., Blanco A., Giorgi B. The primary trisomics of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // Proceed. 6th Intern. Wheat Genet. Symp. Kyoto, 1983. P. 1103–1107.
- Simonetti M.C., Bellomo M.P., Laghetti G., Perrino P., Simeone R., Blanco A. Quantitative trait loci influencing free-threshing habit in tetraploid wheats // Genet. Resour. Crop Evol. 1999. Vol. 46. P. 267–271.
- Simons K.J. Cloning and characterization of the wheat domestication gene, *Q*. An abstract of a dissertation. Manhattan, Kansas: Kansas State Univ., 2005.

Simons K.J., Fellers J.P., Trick H.N., Zhang Z., Tai Y.S., Gill B.S., Faris J.D. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *q* // *Genetics*. 2006. Vol. 172. P. 547–555.

Simons K., Abate Z., Chao S., Zhang W., Rouse M., Jin Y., Elias E., Dubcovsky J. Genetic mapping of stem rust resistance gene *Sr13* in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* ssp. *durum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2011. Vol. 122. P. 649–658.

Singh M.P. Monosomic analysis in wheat // *Heredity*. 1967. Vol. 22, No. 4. P. 591–596.

Sitch L.A., Snape J.W., Firman S.J. Intrachromosomal mapping of cross-ability genes in wheat (*Triticum aestivum*) // *Theor. Appl. Genet.* 1986. Vol. 70. P. 309–314.

Slageren M. van. The significance of taxonomic methods in handling genetic diversity // *Wheat Genet. Resour.* 1990. P. 131–137.

Slageren M.W. van. Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig (*Poaceae*). Wageningen Agricultural University, Wageningen & ICARDA, Aleppo, Syria, 1994. 514 p.

Smith D.B., Flavell R.B. Characterisation of the wheat genome by renaturation kinetics // *Chromosoma*. 1975. Vol. 50. P. 223–242.

Smith H.M. The synthetic natural populational species in biology // *Syst. Zool.* 1958. Vol. 7. P. 117–119.

Smith J.D. An effect of chromosome number on competitive ability of hexaploid wheat gametophytes // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1963. Vol. 5, No. 2. P. 220–226.

Smith L. Cytogenetic studies in *Triticum monococcum* L. and *T. aegilopoides* Bal. // *Univ. Missouri Agr. Exp. Station Res. Bull.* 1936. Vol. 248. 38 p.

Smith L. Mutant and linkage studies in *Triticum monococcum* and *T. aegilopoides* // *Univ. Missouri Agr. Exp. Station Res. Bull.* 1939. Vol. 298. 26 p.

Smith L. A fragmented chromosome in *Triticum monococcum* and its use in studies of inheritance // *Genetics*. 1947. Vol. 341. P. 341–349.

Smith L., Moseman A.H., Payne K.T., Weibel D.E. Linkage studies in Einkorn // *J. Amer. Soc. Agron.* 1948. Vol. 40, No. 10. P. 862–873.

Smith-Huerta N.L., Huerta A.J., Barnhart D., Waines J.G. Genetic diversity in wild diploid wheat *Triticum monococcum* var. *boeoticum* and *Triticum urartu* (*Poaceae*) // *Theor. Appl. Genet.* 1989. Vol. 78. P. 260–264.

Snape J.W. Conventional methods of genetic analysis in wheat // *Wheat breeding. Its scientific basis* / F.G.H. Lupton (Ed.). L.; N.Y.: Chapman and Hall, 1987. P. 109–128.

Snape J.W., Law C.N., Worland A.J. Chromosome variation for loci controlling ear emergence time on chromosome 5A of wheat // *Heredity*. 1976. Vol. 37, No. 3. P. 335–340.

Snape J.W., Flavell R.B., O'Dell M., Hughes W.G., Payne P.I. Intrachromosomal mapping of the nucleolar organiser region relative to three marker loci on chromosome 1B of wheat (*Triticum aestivum*) // *Theor. Appl. Genet.* 1985. Vol. 69. P. 263–270.

Snape J.W., Quarrie S.A., Laurie D.A. Comparative mapping and its use for the genetic analysis of agronomic characters in wheat // *Euphytica*. 1996. Vol. 89. P. 27–31.

Søgaard B., Wettstein-Knowles P. von. Barley: genes and chromosomes // *Carlsberg Res. Comm.* 1987. Vol. 52. P. 123–196.

- Sollid L.M.** Molecular basis of celiac disease // *Annu. Rev. Immunol.* 2000. Vol. 18. P. 3–81.
- Solms-Laubach H.** Weizen und Tulpe mit deren Geschichte. Leipzig, 1899. (цит. по: [Feldman M., 2001]).
- Song Q.L., Fickus E.W., Cregan P.B.** Characterization of trinucleotide SSR motifs in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2002. Vol. 104. P. 286–293.
- Sood S., Kuraparthi V., Bai G., Gill B.S.** The major threshability genes soft glume (*sog*) and tenacious glume (*Tg*), of diploid and polyploid wheat, trace their origin to independent mutations at non-orthologous loci // *Theor. Appl. Genet.* 2009. Vol. 119. P. 341–351.
- Sourdille P., Tixier M.H., Charmet G., Gay G., Cadalen T., Bernard S., Bernard M.** Location of genes involved in ear compactness in wheat (*Triticum aestivum*) by means of molecular markers // *Mol. Breeding.* 2000. Vol. 6. P. 247–255.
- Sourour A., Hajer S.-A.** Distribution and phenotypic variability aspects of some quantitative traits among durum wheat accessions // *African Crop Sci. J.* 2010. Vol. 16, No. 4. P. 219–224.
- Spilman W.J.** Quantitative studies on the transmission of parental characters to hybrid offspring // *USDA Exp. Station Bull.* 1902. Vol. 115. P. 88–98.
- Spilman W.J.** The hybrid wheats // *State College of Wash. Agr. Exp. Station Bull.* 1909. Vol. 89. P. 5–27.
- Stein N., Prasad M., Scholz U., Thiel T., Zhang H., Wolf M., Kota R., Varshney R.K., Perovic D., Grosse I., Graner A.** A 1,000-loci transcript map of the barley genome: new anchoring points for integrative grass genomics // *Theor. Appl. Genet.* 2007. Vol. 114 (5). P. 823–839.
- Stelmakh A.F.** Growth habit in common wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) // *Euphytica.* 1987. Vol. 36. P. 513–519.
- Stelmakh A.F.** Geographic distribution of *Vrn*-genes in landraces and improved varieties of spring bread wheat // *Euphytica.* 1990. Vol. 45. P. 113–118.
- Stelmakh A.F.** Genetic effects of *Vrn* genes on heading date and agronomic traits in bread wheat // *Euphytica.* 1993. Vol. 65. P. 53–60.
- Stelmakh A.F., Avenin V.I.** Alien introgressions of spring habit dominant genes into bread wheat genomes // *Euphytica.* 1996. Vol. 89. P. 65–68.
- Stelmakh A., Zolotova N., Fayt V.** Genetic analysis of differences in duration vernalization requirement of winter bread wheat // *Cereal Res. Comm.* 2005. Vol. 33, No. 4. P. 713–718.
- Stephens F.E.** Inheritance of earliness in certain varieties of spring wheat // *J. Amer. Soc. Agron.* 1927. Vol. 19, No. 12. P. 1060–1090.
- Steudel E.** Synopsis plantarum graminearum. Pars. I. Gramineae. Stuttgartiae: J.B. Metzler, 1855. 348 p.
- Stewart G.** Inheritance in a wheat cross between Redit and a segregate of Federation × Sevier (14-85) // *J. Amer. Soc. Agron.* 1931. Vol. 23, No. 12. P. 964–976.
- Stoll Ph.H.** Weizenbastard. Berlin: Deutsche Landw. Press, 1910. 144 s.
- Streck N.A., Weiss A., Baenziger P.S.** A Generalized vernalization response function for winter wheat // *Agron. J.* 2003. Vol. 95. P. 155–159.
- Suemoto H.** The origin of the cytoplasm of tetraploid wheats // *Proceed. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Missouri*, 1973. P. 109–113.
- Sun G.L., Salomon B., Bothmer R.V.** Analysis of tetraploid *Elymus* species using wheat microsatellite markers and RAPD markers // *Genome.* 1998. Vol. 40. P. 806–814.

Sun Q., Ni Z., Lui Z., Gao J., Huang T. Genetic relationships and diversity among Tibetan wheat, common wheat and European spelt wheat revealed by RAPD markers // *Euphytica*. 1998. Vol. 99. P. 205–211.

Sun Q.-M., Zhou R.-H., Gao L.-F., Zhao G.-Y., Jia J.-Z. The characterization and geographical distribution of the genes responsible for vernalization requirement in Chinese bread wheat // *J. Integr. Plant Biol.* 2009. Vol. 51. P. 423–432.

Sutka J., Worland A.J., Maystrenko O.I. Slight effect of the cytoplasm on frost resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Cereal Res. Comm.* 1991. Vol. 19, No. 3. P. 311–317.

Swaminathan M.S. Mutational analysis of the hexaploid *Triticum* complex // *Proceed. 2nd Intern. Wheat Genet. Symp.* (1963) / *Hereditas*. 1966. Suppl. 2. P. 418–438.

Swaminathan M.S., Rao M.V.P. Macro-mutations and sub-specific differentiation in *Triticum* // *Wheat Inf. Serv.* 1961. No. 13. P. 9–11.

Syme J.R. Ear emergence of Australian, Mexican and European wheat in relation to time of sowing and their response to vernalization and daylength // *Aust. J. Exp. Agr. Anim. Husb.* 1968. Vol. 34, No. 8. P. 578–581.

Symes K.J. The inheritance of grain hardness in wheat as measured by the particle size index // *Aust. J. Agric. Res.* 1965. Vol. 16. P. 113–123.

Szabó A.T., Hammer K. Note on the taxonomy of farro: *Triticum monococcum*, *T. dicoccon* and *T. spelta*. Hulled wheats / S. Padulosi, K. Hammer, J. Heller (Eds.) // *Proceed. 1st Intern. Workshop on Hulled Wheats*, 21–22 July 1995, Castelvecchio Pascoli, Tuscany, Italy. IPGRI, Roma, 1996. P. 2–40.

Taenzler B., Esposti R.F., Vaccino P., Brandolini A., Effgen S., Heun M., Schafer-Pregl R., Borghi B., Salamini F. Molecular linkage map of einkorn wheat: mapping of storage-protein and soft-glume genes and bread-making quality QTLs // *Genet. Res. (Camb.)*. 2002. Vol. 80. P. 131–143.

Takahashi R. The origin and evolution of cultivated barley // *Adv. Genet.* 1955. Vol. 7. P. 227–266.

Takahashi R., Yasuda S. Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley // *Ber. Ohara Inst. Landw. Forsch. Okayama Univ.* 1956. Bd. 10, No. 2. S. 245–308.

Takahashi R., Yamamoto T., Yasuda S., Itano Y. Inheritance and linkage studies in barley // *Ber. Ohara Inst. landw. Forsch.* 1953. Bd. 10. S. 29–52.

Takumi S., Nasuda S., Liu Y.-G., Tsunewaki K. Wheat phylogeny determined by RFLP analysis of nuclear DNA. 1. Einkorn wheat // *Japan. J. Genet.* 1993. Vol. 68. P. 73–79.

Takumi S., Koyama K., Fujiwara K., Kobayashi F. Identification of a large deletion in the first intron of the *Vrn-D1* locus, associated with loss of vernalization requirement in wild wheat progenitor *Aegilops tauschii* Coss. // *Gen. Genet. Syst.* 2011. Vol. 86. P. 183–195.

Tanaka M. A new amphidiploid from the hybrid *Ae. sharonensis* × *Ae. umbellulata* // *Wheat Inf. Serv.* 1955. Vol. 2. P. 8–10.

Tanaka M. Chromosome pairing and fertility in the hybrid between the new amphidiploid S'S'AA and emmer wheat // *Wheat Inf. Serv.* 1956. Vol. 3. P. 21–22.

Tanaka M. Genome analysis // *Plant Genetics. I. Cell division and Cytogenetics* / Ed. K. Yamashita. 1980. P. 229–261. (in Japan).

Tanaka M., Kawahara T. Cytogenetical effects of B-chromosomes in plants – A review // *Rep. Plant Germ-plasm Inst. Kyoto Univ.* 1982. No. 5. P. 1–18.

- Tanaka M., Yamashita K.** Growing habit of *Aegilops squarrosa* strains collected in Pakistan, Afghanistan and Iran // Wheat Inf. Serv. 1957. Vol. 6. P. 16–18.
- Tanaka M., Kawahara T., Sano J.** The evolution of wild tetraploid wheats // Proceed. 5th Intern. Wheat Genet. Symp. New Delhi, 1978. Vol. 1. P. 73–80.
- Tanner D.S., Falk D.E.** The interaction of genetically controlled crossability in wheat and rye // Canad. J. Genet. Cytol. 1981. Vol. 23. P. 23–32.
- Tanno K., Willcox G.** How fast was wild wheat domesticated? // Science. 2006. Vol. 311. P. 1886.
- Tarkowski C., Stefanowska G.** Chromosome morphology in the genome of rye *Secale cereale* L. and in *Triticale* 6× and 8× // Genet. Polon. 1972. Vol. 13. P. 83–89.
- Terachi T., Tsunewaki K.** The molecular basis of genetic diversity among cytoplasms of *Triticum* and *Aegilops*. VIII. Mitochondrial RFLP analysis using cloned gene as probes // Mol. Biol. Evol. 1992. Vol. 9. P. 917–931.
- Tester M., Langridge P.** Breeding technologies to increase crop production in a changing world // Science. 2010. Vol. 327. P. 818–822.
- The T.T., Baker E.P.** Basic studies relating to the transference of genetic characters from *Triticum monococcum* L. to hexaploid wheat // Austr. J. Biol. Sci. 1975. Vol. 28, No. 2. P. 188–199.
- Theissen G., Saedler H.** The golden decade of molecular floral development (1990–1999): A cheerful obituary // Dev. Genet. 1999. Vol. 25. P. 181–193.
- Thellung A. von.** Neuere Wege und Ziele der botanischen Systematik, erläutert am Beispiele unserer Getreidearten // Naturwissenschaftliche Wochenschrift (Jena), 1918. N.F., Bd. 17, No. 3. S. 465–474.
- Thompson W.P.** Earliness in wheat and its inheritance // Sci. Agr. 1921. Vol. 1, No. 5. P. 193–199.
- Thompson W.P.** The correlation of characters in hybrids of *Triticum durum* and *Triticum vulgare* // Genetics. 1925. Vol. 10. P. 285–304.
- Thompson W.P.** Cytology and genetics of crosses between fourteen and seven-chromosome species // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 309–324.
- Tranquilli G., Dubcovsky J.** Epistatic interaction between vernalization genes *Vrn-A^m1* and *Vrn-A^m2* in diploid wheat // J. Hered. 2000. Vol. 91. P. 304–306.
- Trehane P., Brickell C.D., Baum B.R., Hettterscheid W.L.A., Leslie A.C., McNeill J., Sponberg S.A., Vrugtman F.** (Eds.) International code of botanical nomenclature for cultivated plants. Wimborne: Quarterjack Publ., 1994.
- Trevaskis B., Bagnall D.J., Ellis M.H., Peacock W.J., Dennis E.S.** MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2003. Vol. 100. P. 13099–13104.
- Trevaskis B., Hemming M.N., Dennis E.S., Peacock W.J.** The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals // Trends Plant Sci. 2007. Vol. 12. P. 352–357.
- Tschermak E. von.** Über Züchtung neuer Getreiderassen mittelst künstlicher Kreuzung // Z. landw. Versuchsw. Öster. 1901. Bd. 19. S. 1029–1060.
- Tschermak E. von.** Bastardierung // Fruwirth C. Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Berlin, 1910. Bd. IV. S. 164–187.
- Tschermak E. von.** Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Frage in der Getreidegruppe // Z. Pflanzenzüchtung. 1914. Bd. 2. S. 303–304.
- Tschermak E. von.** Neue Beobachtungen am fertilen Artbastard *Triticum turgidovillosum* // Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. 1930. Bd. 48, No. 9. S. 400–402.

Tschermak E. von, Bleier H. Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung) // Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft. 1926. Bd. 44, H. 2. S. 110–132.

Tsujimoto H. Production of near-isogenic lines and marked monosomic lines in common wheat (*Triticum aestivum*) cv. Chinese Spring // J. Hered. 2001. Vol. 93, No. 3. P. 254–259.

Tsujimoto H., Rai B., Kato K., Najamura I. Divergent evolution of wild and cultivated subspecies of *Triticum timopheevii* as revealed by the study of *PolA1* gene // Genet. Res. Crop Evol. 2010. Vol. 57. P. 101–109.

Tsunewaki K. Monosomic analysis of synthesized hexaploid wheats // Japan. J. Genet. 1962. Vol. 37, No. 2. P. 155–168.

Tsunewaki K. Genetic studies of a 6 $\times$ -derivative from an 8 $\times$ *Triticale* // Canad. J. Genet. Cytol. 1964a. Vol. 6. P. 1–11.

Tsunewaki K. Transmission of monosomes and trisomes in an Emmer wheat, *T. dicoccum* // Wheat Inf. Serv. 1964b. Vol. 17/18. P. 34–35.

Tsunewaki K. Comparative genes analysis in common wheat and its ancestral species. II. Waxiness, growth habit and awnedness // Japan. J. Bot. 1966a. Vol. 19, No. 2. P. 175–229.

Tsunewaki K. Comparative genes analysis of common wheat and its ancestral species. III. Glume hairiness // Genetics. 1966b. Vol. 53, No. 2. P. 303–311.

Tsunewaki K. Origin and phylogenetic differentiation of common wheat revealed by comparative gene analysis // Proceed. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp. / K.W. Finley, K.W. Shepherd (Eds.). Canberra, Australia, 1968. P. 71–85.

Tsunewaki K. Necrosis genes in *Triticum macha*, *T. spelta* and *T. vavilovii* // Wheat Inf. Serv. 1969. Vol. 28. P. 1–4.

Tsunewaki K. Cytoplasmic variation in *Triticum* and *Aegilops* // Proceed. 7th Intern. Wheat Genet. Symp. Kyoto, 1988. P. 53–62.

Tsunewaki K. Plasmon diversity in *Triticum* and *Aegilops*, and its implication in wheat evolution // Genome. 1989. Vol. 31. P. 143–154.

Tsunewaki K. Plasmon analysis in the *Triticum*–*Aegilops* complex // Breed. Sci. 2009. Vol. 59. P. 455–470.

Tsunewaki K. Plasmon analysis in the *Triticum*–*Aegilops* complex (Erratum) // Breed. Sci. 2010. Vol. 60. P. 177–178.

Tsunewaki K., Ebana K. Production of near-isogenic lines of common wheat for glaucousness and genetic basis of this trait clarified by their use // Gen. Genet. Syst. 1999. Vol. 74. P. 33–41.

Tsunewaki K., Jenkins B.S. Monosomic and conventional gene analysis in common wheat. II. Growth habit and awnedness // Japan. J. Genet. 1961. Vol. 46, No. 11/12. P. 428–443.

Tsunewaki K., Koba T. Production and genetic characterization of the co-isogenic lines of a common wheat *Triticum aestivum* cv. S-615 for ten major genes // Euphytica. 1979. Vol. 28. P. 579–592.

Tsunewaki K., Nakai Y. Consideration on the origin and speciation of four groups of wheat from the distribution of necrosis and chlorosis genes // Proceed. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Missouri, 1973. P. 123–129.

Tsunewaki K., Ogihara Y. Molecular basis of genetic diversity among cytoplasms of *Triticum* and *Aegilops* species. II. On the origin of polyploid wheat cytoplasms as suggested by chloroplast DNA restriction fragment length patterns // Genetics. 1983. Vol. 104. P. 155–171.

Tsunewaki K., Mukai Y., Tsuji S., Murata M. Genetic diversity of the cytoplasm in *Triticum* and *Aegilops*. V. Classification of 23 cytoplasm into eight plasma types // Japan. J. Genet. 1976. Vol. 51, No. 3. P. 175–191.

Tsunewaki K., Yamada S., Mori N. Genetical studies on a Tibetan semi-wild wheat *Triticum aestivum* ssp. *tibetanum* // Japan. J. Genet. 1990. Vol. 65. P. 353–365.

Tsunewaki K., Shimada T., Matsuoka Y. Transfer of *Triticum urartu* cytoplasm to emmer wheat is difficult, if not impossible // Wheat Inf. Serv. 1999. No. 88. P. 27–31.

Unrau J. The use of monosomes and nullisomes in cytogenetic studies in common wheat // Sci. Agr. 1950. Vol. 30. P. 66–89.

Unrau J., Person C., Kupsira J. Chromosome substitution in hexaploid wheat // Canad. J. Bot. 1956. Vol. 34. P. 629–640.

Upadhyaya H.D., Ortiz R. A mini core subset for capturing diversity and promoting utilization of chickpea genetic resources in crop improvement // Theor. Appl. Genet. 2001. Vol. 102. P. 1292–1298.

Upadhyaya H.D., Pundir R.P.S., Dwivedi S.L., Gowda C.L.L., Gopal Reddy V., Singh S. Developing a mini core collection of sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] for diversified utilization of germplasm // Crop Sci. 2009. Vol. 49. P. 1769–1780.

Valdes B., Scholz H. The Euro+Med treatment of *Gramineae* – a generic synopsis and some new names // Willdenowia. 2006. 36(2): 657–669.

Valkoun J. Wheat pre-breeding using wild progenitors // Wheat in a global environment / Z. Bedö, L. Láng (Eds.). Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 2001. P. 669–707.

Valkoun J., Kučerová D., Bartoš P. Transfer of leaf rust resistance from *Triticum monococcum* L. to hexaploid wheat // Z. Pflanzenzüchtung. 1986. Vol. 96, No. 3. P. 271–278.

Van Bragt J., Brouwer J.B., Zeven A.C. The colour of the coleoptile of wheat. I. Anthocyanins of the coleoptiles of some *Triticinae* // Wheat Inf. Serv. 1967. Vol. 25. P. 2–3.

van Zeist W. Reflections on prehistoric environments in the Near East // The domestication and exploitation of plants and animals. London, 1969. P. 35–46.

van Zeist W., Bakker-Heeres J.A.H. Archaeobotanical studies in the Levant. 1. Neolithic sites in the Damascus basin: Aswad, Ghoraife, Ramad // Palaeohistoria. 1982. Vol. 24. P. 165–256.

Vardi A. Introgression between different ploidy levels in the wheat group // Proceed. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Missouri, 1973. P. 131–141.

Vasu K., Aghaee-Sarbarzel M.S., Dhaliwal H.S. Microsatellite markers reveal chimeric origin of redesignated chromosome 4A of wheat from *Triticum urartu* and other species // Genome. 2001. Vol. 44. P. 628–632.

Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // J. Genet. 1922. Vol. 12, No. 1. P. 47–89.

Vavilov N.I. The new systematics of cultivated plants // The new systematics. Oxford, 1940. P. 549–566.

Villars D. Histoire des plantes de Dauphiné. T. 2. Grenoble; Lyon; Paris, 1787. 690 p.

Vincentini O., Maialelli F., Gazza L., Silano M., Dessi M., Vincenzi de M., Pogna E.N. Environmental factors of celiac disease: Cytotoxicity of hulled wheat

species *Triticum monococcum*, *T. turgidum* ssp. *dicoccum* and *T. aestivum* ssp. *spelta* // J. Gastroenterol. Hepatol. 2007. Vol. 22. P. 1816–1822.

Voda K. Chromosome mosaic of the *B* genome of wheat // Proceed. 6th Intern. Wheat Genet. Symp. Kyoto, 1983. P. 1089–1094.

Wagenaar E.B. Studies of the constitution of *Triticum timopheevi* Zhuk. I. Evidence for genetic control of meiotic irregularities in tetraploid hybrids // Canad. J. Genet. Cytol. 1961. Vol. 3, No. 1. P. 36–47.

Wagenaar E.B. Studies on the genome constitution of *Triticum timopheevi* Zhuk. II. The *T. timopheevi* complex and its origin // Evolution. 1966. Vol. 20. P. 150–164.

Wagini I. Über den Anbau der Getreidearten. Wien, 1819. 147 s.

Waines J.G., Barnhart D. Constraints to germplasm evaluation // Wheat Genetic Resources: Meeting diverse needs / J.P. Srivastava, A.B. Damania (Eds.). ICARDA. 1990. P. 103–110.

Waines J.G., Barnhart D. Biosystematic research in *Aegilops* and *Triticum* // Hereditas. 1992. Vol. 116. P. 207–212.

Waines J.G., Johnson B.L. *Triticum* $\times$ *sharonensis* (Eig) Wains and Johnson, a hybrid species in wheat group // Abstr. 11th Intern. Botan. Congr. Seattle, 1969. P. 231.

Waines J.G., Johnson B.L. Genetic differences between *Aegilops longissima*, *Ae. sharonensis* and *Ae. bicornis* // Canad. J. Genet. Cytol. 1972. Vol. 14. P. 411–416.

Wang R.L., Stec A., Hey J., Lukens L., Doebley J. The limits of selection during maize domestication // Nature. 1999. Vol. 398. P. 236–239.

Wanser H. Photoperiodism of wheat: a determining factor in acclimatization // Science. 1922. Vol. 56. P. 313–315.

Ward R.W., Heydne E.J., Paulsen J.M. Responses of alloplasmic (cytoplasm = *Triticum timopheevi*) and euplasmic wheats (*Triticum aestivum*) to photoperiod and vernalization // Theor. Appl. Genet. 1983. Vol. 66, No. 11. P. 61–66.

Watanabe N. Variation of D genomes affecting the morphological characters of common wheat // Japan. J. Breed. 1983. Vol. 33, No. 3. P. 296–302.

Watanabe N. Near-isogenic lines of durum wheat cv. LD222 // Proceed. 8th Intern. Wheat Genet. Symp. Beijing, 1993. P. 823–826.

Watanabe N. Near-isogenic lines of durum wheat: their development and plant characteristic // Euphytica. 1994. Vol. 72. P. 143–147.

Watanabe N. Alternative long glume gene in tetraploid wheat // Proceed. 9th Intern. Wheat Genet. Symp. Saskatoon: Univ. Ext. Press, 1998. Vol. 2. P. 369–371.

Watanabe N. Chlorophyll *a* fluorescence yield and inheritance in two chlorophyll *b*-deficient mutants of *Triticum monococcum* // Cereal Res. Comm. 2004. Vol. 32. P. 187–192.

Watanabe N. The occurrence and inheritance of a brittle rachis phenotype in Italian durum wheat cultivars // Euphytica. 2005. Vol. 142. P. 247–251.

Watanabe N. Genetic collection and development of near-isogenic lines in durum wheat // Информ. вестн. ВОГиС. 2008. Т. 12, № 4. С. 636–643.

Watanabe N., Imamura I. Genetic control of long glume phenotype in tetraploid wheat derived from *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. // Euphytica. 2002a. Vol. 128. P. 211–217.

Watanabe N., Imamura I. The inheritance and chromosomal location of a gene for long glume phenotype in *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. // J. Genet. Breed. 2002b. Vol. 57. P. 221–227.

Watanabe N., Yotani Y., Furuta Y. The inheritance and chromosomal location of a gene for long glume in durum wheat // *Euphytica*. 1996. Vol. 91. P. 235–239.

Watanabe N., Yotani Y., Anada M. Inheritance and the effects of a gene for long glume: A key character for taxonomy // *Triticeae III* / Ed. A.A. Jaradat. 1998. P. 103–108.

Watanabe N., Sekiya T., Sugiyama K., Yamagishi Y., Imamura I. Telosomic mapping of homeologous genes for long glume in tetraploid wheat // *Euphytica*. 2002. Vol. 128. P. 129–134.

Watanabe N., Bannikova S.V., Goncharov N.P. Inheritance and chromosomal location of the genes for long glume phenotype found in Portuguese landraces of hexaploid wheat, 'Arrancada' // *J. Genet. and Breeding*. 2004a. Vol. 58. P. 273–278.

Watanabe N., Nakayama A., Ban T. Cytological and microsatellite mapping of the genes determining liguleless phenotype in durum wheat // *Euphytica*. 2004b. Vol. 140. P. 163–170.

Watkins A.E. Genetic and cytogenetical studies in wheat. IV // *J. Genet.* 1927. Vol. 19, No. 1. P. 81–96.

Watkins A.E. The wheat species: A critique // *J. Genet.* 1930. Vol. 23, No. 2. P. 173–263.

Watkins A.E., Ellerton S. Variation and genetics of the awn in *Triticum* // *J. Genet.* 1940. Vol. 40. P. 243–270.

Weber E. Grundriss der biologischen Statistik. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1986. S. 194–196.

Weeden N.F. Genetic changes accompanying the domestication of *Pisum sativum*: Is there a common genetic basis to the 'Domestication syndrome' for *Legumes*? // *Ann. Bot.* 2007. Vol. 100. P. 1017–1025.

Weeden N.F., Ellis T.H.N., Timmerman-Vaughan G.M., Swiecicki W.K., Rozov S.M., Berdnikov V.A. A consensus linkage map for *Pisum sativum* // *Pisum genetics*. 1998. Vol. 30. P. 1–4.

Wehrhahn C., Allard R.W. The detection and measurement of the effects of individual genes involved in the inheritance of quantitative character in wheat // *Genetics*. 1965. Vol. 51, No. 1. P. 109–119.

Weiss H., Wetterstrom W., Nadel D., Bar-Yosef O. The board spectrum revisited: Evidence from plant remains // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2004. Vol. 101. P. 9551–9555.

Welsh J.R., Keim D.L., Pirasteh B., Richards R.D. Genetic control of photoperiod response in wheat // *Proceed. 4th Intern. Wheat Genet. Symp.* Missouri, 1973. P. 879–884.

White R.O., Hudsins C.S. Vernalization of Lyssenko's method for pre-treatment of seed // *Bull. Imp. Bureaus of Plant Genetics, Aberystwith and Cambridge*, 1933. No. 9. P. 1–27.

Wilhelm E.P., Turner A.S., Laurie D.A. Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Theor. Appl. Genet.* 2009. Vol. 118. P. 285–294.

Willcox G. The domestication, natural habitats and availability of wild cereals in relation to their domestication in the Near East: multiple events, multiple centres // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2005. Vol. 15. P. 534–541.

Wilson A.S. Wheat and rye // *Trans. Bot. Soc. Edinburgh*, 1876. Vol. 12. P. 286–288.

Winge Ö. Zytologische Untersuchungen über speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen // *Hereditas*. 1924. Bd. 5. S. 241–286.

Winkle M.E. Cytogenetic investigation into the relationship of *Triticum aestivum* and *Triticum timopheevii*. M.S. Thesis. Univ. Missouri, 1976.

Witcombe J.R. A guide to the species of *Aegilops* L. Rome: International Board for Plant Genetic Resources. 1983. 74 p.

Wolf G., Lerch B. Genome analysis in the *Triticinae* using isoenzymes of phosphodiesterase // *Proceed. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Missouri*, 1973. P. 885–889.

Worland A.J. Catalogue of monosomic series // *Proceed. 7th Intern. Wheat Genet. Symp. Cambridge*, 1988. Vol. 2. P. 1399–1403.

Worland A.J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats // *Euphytica*. 1996. Vol. 89. P. 49–57.

Worland A.J., Law C.N. Genetic analysis of genes affecting height, day-length insensitivity, hybrid dwarfism and yellow rust resistance // *Z. Pflanzenzüchtung*. 1986. Bd. 96, No. 4. S. 331–345.

Worland A.J., Sayers E. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheat // *Euphytica*. 1996. Vol. 89. P. 49–57.

Wrigley C.W., McIntosh R.A. Genetic control of factors regulating the phenol reaction of wheat and rye grain // *Wheat Inf. Serv.* 1975. Vol. 40. P. 6–10.

Wrigley C.W., Shepherd K.W. Identification of Australian wheat cultivars by laboratory procedures; examination of pure samples of grain // *Austr. J. Exp. Agr. Anim. Husb.* 1974. Vol. 14. P. 796–804.

Xie W., Nevo E. Wild emmer: genetic resources, gene mapping and potential for wheat improvement // *Euphytica*. 2008. Vol. 164. P. 603–614.

Xu S.S., Chu C.G., Chao S., Klindworth D.L., Faris J.D., Elias E.M. Marker-assisted characterization of durum wheat Langdon–Golden Ball disomic substitution lines // *Theor. Appl. Genet.* 2010. Vol. 120. P. 1575–1585.

Yamane K., Kawahara T. Intra- and interspecific phylogenetic relationships among diploid *Triticum-Aegilops* species (*Poaceae*) based on base-pair substitutions, indels, and microsatellites in chloroplast noncoding sequences // *Amer. J. Bot.* 2005. Vol. 92. P. 1887–1898.

Yan L., Loukoianov A., Tranquilli G., Helguera M., Fahima T., Dubcovsky J. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2003. Vol. 100. P. 6263–6268.

Yan L., Helguera M., Kato K., Fukuyama S., Sherman J., Dubcovsky J. Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploid wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2004a. Vol. 109. P. 1677–1686.

Yan L., Loukoianov A., Blechl A., Tranquilli G., Ramakrishna W., San-Miguel P., Bennetzen J.L., Echenique V., Dubcovsky J. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization // *Science*. 2004b. Vol. 303. P. 1640–1644.

Yan L., Fu D., Li C., Blechl A., Tranquilli G., Bonafede M., Sanchez A., Valarik M., Yasuda S., Dubcovsky J. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2006. Vol. 103. P. 19581–19586.

Yang F.P., Zhang X.K., Xia X.C., Laurie D.A., Yang W.X., He Z.H. Distribution of the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* allele in Chinese wheat cultivars // *Euphytica*. 2009. Vol. 165. P. 445–452.

Yang W.-Y., Wu B.-H., Hu X.-R., Ye Y., Zhang Y. Inheritance in hexaploid wheat of genes for hairy auricles and hairy leaf sheath derived from *Aegilops tauschii* Coss. // Genet. Resour. Crop Evol. 1999. Vol. 46. P. 319–323.

Yang Y.F., Furuta Y., Nagate S., Watanabe N. TetraChinese Spring with AABB genome extracted from the hexaploid common wheat, Chinese Spring // Gen. Genet. Syst. 1999. Vol. 74. P. 64–70.

Yen C., Yang J.L., Liu X.D., Li L.R. The distribution of *Aegilops tauschii* Cosson in China with reference of the origin of the Chinese common wheat // Proceed. of the 6th Intern. Wheat Genet. Symp. Kyoto, 1983. P. 55–58.

Yen C., Luo M.C., Yang J.L. The origin of the Tibetan weederace of hexaploid wheat, Chinese Spring, Chenghu-guang-tou and other landraces of the White Wheat complex from China // Proceed. 7th Intern. Wheat Genet. Symp. / T.E. Miller, R.M.D. Koebner (Eds.). Cambridge: Inst. Plant Sci. Res., 1988. Vol. 1. P. 175–179.

Yen C., Yang J.L., Yen Y. The history and the correct nomenclature of the D-genome diploid species in *Triticeae* (*Poaceae*) // Wheat Inf. Serv. 1997. No. 84. P. 56–59.

Yoshida T., Nishida H., Zhu J., Nitcher R., Distelfeld A., Akashi Y., Kato K., Dubcovsky J. *Vrn-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat // Theor. Appl. Genet. 2009. Vol. 120, No. 3. P. 543–552.

Zaharieva M., Ayana N.G., Hakimi A.A., Misra S.C., Monneveux P. Cultivated emmer wheat (*Triticum dicoccon* Schrank), an old crop with promising future: a review // Genet. Resour. Crop Evol. 2010. Vol. 57. P. 937–962.

Zeder M.A., Emshwiller E., Smith B.D., Bradley D.G. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology // Trends in Genetics. 2006. Vol. 22, No. 3. P. 139–155.

Zeller F.J. 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations // Proceed. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Missouri Agr. Exp. Station. Columbia, 1973. P. 209–221.

Zeller F.J., Fischbeck G. Cytologische Untersuchungen zur Identifizierung des Fremdchromosoms in der Weizensorten “Zorba” (W565) // Z. Pflanzenzüchtung. 1971. Bd. 66. S. 260–265.

Zeller F.J., Fuchs E. Cytologie und Krankheitsresistenz einer 1A/1R- und mehrerer 1B/1R-Weizen-Roggen-Translokationssorten // Z. Pflanzenzüchtung. 1983. Bd. 90, No. 4. S. 285–296.

Zemetra R.S., Morris R., Schmidt J.W. Gene locations for heading date using reciprocal chromosome substitutions in winter wheat // Crop Sci. 1986. Vol. 26. P. 531–533.

Zeven A.C. Identification of chromosomes carrying a locus for genes conditioning the production of tyrosinase in wheat grains // Wheat Inf. Serv. 1972. No. 35. P. 3–6.

Zeven A.C. Seventh supplementary list of wheat varieties classified according to their genotype for hybrid necrosis and geographical distribution of *Ne*-genes // Euphytica. 1976. Vol. 26, No. 2. P. 255–276.

Zeven A.C. The spread of bread wheat over the Old World since the neolithic as indicated by its genotype for hybrid necrosis // J. d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquee. 1980. Vol. 27, No. 1. P. 19–53.

Zeven A.C. The genetics of auricle color of wheat (*Triticum aestivum* L.): A review // Euphytica. 1985. Vol. 34, No. 2. P. 233–236.

Zeven A.C. Crossability percentage of some 1400 bred wheat varieties and lines with rye // *Euphytica*. 1987. Vol. 36, No. 1. P. 299–319.

Zeven A.C. Classification of landraces and improved cultivars of rivet wheat (*Triticum turgidum*) and bread wheat (*T. aestivum*) from Great Britain and described in 1934 // *Euphytica*. 1990. Vol. 47. P. 249–258.

Zeven A.C., de Wet J.M.J. Dictionary of cultivated plants and their regions of diversity: Excluding most ornamentals, forest trees and lower plants. Wageningen: Centre for Agr. Publ. and Documentation, 1982. 263 p.

Zeven A.C., Zeven-Hissink N.Ch. Genealogies of 14000 wheat varieties. Wageningen, 1976. 121 p.

Zhang H., Reader S.M., Liu X., Jia J.Z., Gale M.D. Comparative genetic analysis of the *Aegilops longissima* and *Ae. sharonensis* genomes with common wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2001. Vol. 103. P. 518–525.

Zhang P., Friebe B., Gill B.S. Variation in the distribution of a genome-specific DNA sequence on chromosomes reveals evolutionary relationships in the *Triticum* and *Aegilops* complex // *Plant Syst. Evol.* 2002. Vol. 235. P. 169–179.

Zhang X.K., Xiao Y.G., Zhang Y., Xia X.C., Dubcovsky J., He Z.H. Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* and *Vrn-B3* in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit // *Crop Sci.* 2008. Vol. 48. P. 458–470.

Zhebrak A. Synthesis of new species of wheats // *Nature*. 1944. Vol. 153, No. 3888. P. 549–551.

Zheng Y., Luo M., Yen C., Yang J. Chromosome location of a new crossability gene in common wheat // *Wheat Inf. Serv.* 1992. No. 75. P. 36–40.

Zohary D., Feldman M. Hybridisation between amphiploids and the evolution of polyploids in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group // *Evolution*. 1962. Vol. 16. P. 44–61.

Zohary D., Hopf M. Domestication of plants in the Old World. Oxford: Clarendon Press, 1988. 249 p.

Zohary D., Hopf M. Domestication of plants in the Old World (3rd ed.). Oxford: Clarendon Press, 2000. 316 p.



В приложении 1 даны не только основные системы рода *Triticum*, динамика описания новых видов рода, но и систематизированы попытки. Например, система М.М. Якубцинера [Jakubziner M.M., 1958] даже автором не воспринималась в качестве таковой. Она была призвана ознакомить западного читателя с процессом описания новых видов в Советском Союзе и уже при переводе и публикации доклада на русском языке М.М. Якубцинером [1961] даже не была включена в текст. По этой и по ряду других причин нам бы хотелось, чтобы данное приложение не рассматривалось как попытка сравнения тех или иных систем рода, а только как список о накоплении информации о роде.

Системы рода *Triticum*

1) C. Linnaeus [1753, 1781]

T. aestivum L.

T. hybernum L.

T. turgidum L.

T. spelta L.

T. monococcum L.

T. polonicum L.

T. compositum L.

2) F. Körnike [1885]

T. vulgare Vill.

Подвиды *T. vulgare*

Голозерные*T. vulgare* Vill.

T. compactum Host

T. turgidum L.

T. durum Desf.

Пленчатые*T. spelta* L.

T. dicoccum Schrank.

T. polonicum L.

T. monococcum L.

3) J. Percival [1921]

Species I.	<i>T. aegilopoides</i> Bal.
Race I.	<i>T. monococcum</i> L.
Species II.	<i>T. dicoccoides</i> (Körn. ex Aschers. & Graebner) Schweinf.
Race II.	<i>T. dicoccum</i> Schrank ex Schübler
Race III.	<i>T. orientale</i> Perc.
Race IV.	<i>T. durum</i> Desf.
Race V.	<i>T. polonicum</i> L.
Race VI.	<i>T. turgidum</i> L.
Race VII.	<i>T. pyramidale</i> Perc.
Race VIII.	<i>T. vulgare</i> Vill.
Race IX.	<i>T. compactum</i> Host
Race X.	<i>T. sphaerococcum</i> Perc.
Race XI.	<i>T. spelta</i> L.

4) С.А. Невский [1934]

<i>Triticum</i> L.	
Sect. <i>Crithodium</i> Nevski	<i>T. thaoudar</i> Reut.
	<i>T. monococcum</i> L.
Sect. <i>Orthatherum</i> Nevski	<i>T. dicoccoides</i> (Körn). Aaronsohn
	<i>T. timofeevii</i> Zhuk.
	<i>T. armeniacum</i> (Stolet.) Nevski comb. nova
	<i>T. volgense</i> (Flaksb.) Nevski comb. nova
	<i>T. turgidum</i> L.
	<i>T. durum</i> Desf.
	<i>T. carthlicum</i> Nevski nom. nov.
Sect. <i>Spelta</i> Nevski	<i>T. macha</i> Dekapr. et Menabde
	<i>T. spelta</i> L.
	<i>T. compactum</i> Host
	<i>T. aestivum</i> L.
Sect. <i>Gigachilon</i> Nevski	<i>T. polonicum</i> L.

5) К.А. Фляксбергер [1935]

I. Congregatio <i>hexaploidea</i> Flaksb. (nom. nov.)	<i>T. vulgare</i> Host <i>T. compactum</i> Host <i>T. sphaerococcum</i> Perc. <i>T. spelta</i> L. <i>T. macha</i> Dekapr. et Men.
II. Congregatio <i>tetraploidea</i> Flaksb. (nom. nov.)	<i>T. durum</i> Desf. <i>T. turgidum</i> L. <i>T. polonicum</i> L. <i>T. persicum</i> Vav. <i>T. dicoccum</i> (Schränk) Schübl. <i>T. timopheevi</i> Zhuk. <i>T. dicoccoides</i> Körn.
III. Congregatio <i>diploidea</i> Flaksb. (nom. nov.)	<i>T. spontaneum</i> Flaksb. (nom. nov.) <i>T. monococcum</i> L.

6) E. Schieman [1948]

	$2n = 14$	$2n = 28$	$2n = 42$
Wildformen	<i>T. boeoticum</i> Boiss.	<i>T. dicoccoides</i> (Körn. ex Aschers. & Graebner) Schweinf. <i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.	
Spelzweizen	<i>T. monococcum</i> L.	<i>T. dicoccum</i> Schränk ex Schübl.	<i>T. spelta</i> L. <i>T. macha</i> Dekapr. & Menabde
Nacktwoizen	—	<i>T. durum</i> Desf. <i>T. turgidum</i> L. <i>T. orientale</i> Perc. <i>T. polonicum</i> L. <i>T. carthlicum</i> Nevski	<i>T. aestivum</i> L. <i>T. sphaerococcum</i> Perc.
Gestrichene Arten	—	<i>T. armeniacum</i> (Stolet.) Nevski <i>T. volgense</i> (Flaskb.) Nevski <i>T. pyramidale</i> Percival	<i>T. compactum</i> Host

7) М.М. Jakubziner [1958]

<i>Diploidea</i> ($2n = 14$)	Дикорастущие
	<i>T. boeoticum</i> Boiss.
	<i>T. urartu</i> Tumanian
	Возделываемые пленчатые
	<i>T. monococcum</i> L.
<i>Tetraploidea</i> ($2n = 28$)	Дикорастущие
	<i>T. araraticum</i> Jakubz.
	<i>T. dicoccoides</i> (Körn. ex Aschers. & Graebner) Schweinf.
	Возделываемые пленчатые
	<i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.
	<i>T. paleocolchicum</i> Menabde
	<i>T. dicoccum</i> Schrank ex Schübler
	Возделываемые голозерные
	<i>T. durum</i> Desf.
	<i>T. turgidum</i> L.
	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
	<i>T. polonicum</i> L.
	<i>T. carthlicum</i> Nevski
	<i>T. aethiopicum</i> Jakubz.
<i>Hexaploidea</i> ($2n = 42$)	Возделываемые пленчатые
	<i>T. spelta</i> L.
	<i>T. macha</i> Dekapr. et Men.
	<i>T. zhukovskyi</i> Men. et Er.
	<i>T. vavilovii</i> Jakubz.
	Возделываемые голозерные
	<i>T. aestivum</i> L.
	<i>T. compactum</i> Host
	<i>T. sphaerococcum</i> Percival

8) Система рода В.Ф. Дорофеева и др. [Пшеница, 1978] дана в разд. 4.3 (см. с. 376).

9) J. MacKey [1988]

Section Monococca Flaksb.

<i>T. monococcum</i> L.	subsp. <i>monococcum</i>
	subsp. <i>boeoticum</i> (Boiss.) Á. Löve et D. Löve
	var. <i>aegilopoides</i> (Link) MacKey
	var. <i>thaoudar</i> (Reut.) Percival

T. urartu Thum. ex Gandil.

Section Dicoccoidea Flaksb.

<i>T. turgidum</i> (L.) Thell.	subsp. <i>turgidum</i>
	conv. <i>turgidum</i>
	conv. <i>durum</i> (Desf.) MacKey
	conv. <i>turancium</i> (Jakubz.) MacKey
	conv. <i>polonicum</i> (L.) MacKey
	subsp. <i>carthlicum</i> (Nevski in Kom.) Á. Löve et D. Löve
	subsp. <i>dicoccum</i> (Schränk ex Schübler) Thell.
	subsp. <i>georgicum</i> (Dekapr. & Men.) MacKey
	subsp. <i>dicoccoides</i> (Körn. ex Ascher. & Graebner) Thell.
<i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.	subsp. <i>timopheevii</i>
	subsp. <i>armeniacum</i> (Jakubz.) MacKey

Section Speltoidea Flaksb.

<i>T. aestivum</i> (L.) Thell.	subsp. <i>aestivum</i>
	subsp. <i>compactum</i> (Host) MacKey
	subsp. <i>macha</i> (Dekapr. & Menabde) MacKey
	subsp. <i>spelta</i> (L.) Thell.
	subsp. <i>sphaerococcum</i> (Percival) MacKey
<i>T. zhukovskyi</i> Men. et Ericz.	

10) Система рода J. MacKey [2005] дана в разд. 4.3 (см. с. 373).



Species of genus *Triticum* L. are not good model objects for genetic investigations. Studying them has always been conditioned by the demands of breeding as wheat is one of the basic food crops. The solution of the task set to comparative genetics, i.e. produce certain knowledge in genetics of different plant species and genera, implies the use of only the descriptive method [Fadeeva T.S. et al., 1980]. To proceed to experiment is the basic task now. A model is necessary for its setting and successful arrangement. In our viewpoint, such a model could be genus *Triticum* having a polytypic series. To realise such activities in wheats, it is possible to use not only natural species of different ploidy level but artificial forms including tetraploid forms ($2n = 4x = 28$) of hexaploid species ($2n = 6x = 42$) having only A and B genomes, and also numerous amphiploids.

Comparative-genetic analysis carried out in cultivated wheats parallel with their related species will allow not only to determine the origin of certain genes in the first ones, schedule the strategy of introgressive hybridisation but provide a clear picture of their origin and differentiation into species. The basic stages of the carried out research included:

- 1) accumulation of phenotypic collection and developing on its base the genetic collection of wheats and goatgrasses at di-, tetra- and hexaploid level;

- 2) estimate of polymorphism, comparative-genetic studies of a number of morphological, physiological and biochemical traits in wheats and their related species, determining gene allelism and homologies (orthologies) of certain linkage groups in various wheat species;

- 3) studying of homology for the studied traits, genes and certain linkage groups of wheat species and goatgrasses from sections *Sitopsis* and *Vertebrata*;

- 4) revision of the classification of genus *Triticum* based on the results of comparative-genetic analysis.

To develop the model for comparative-genetic studies of genus *Triticum*, it was necessary to work over the following stages:

1. collecting of accessions and developing wheat phenotypic collections in different ploidy level;

2. matching traits to study and develop genetic collections;

3. simultaneous studies of trait genetic control and gene allelism and linkage groups in di-, tetra- and hexaploid wheat species.

Comparative-genetic studies carried out recently mainly tackle the so-called "classification traits" that enable to determine the species belonging of wheats or they are performed using molecular markers. More than one functional gene is rarely used in the latter. Developing di-, tetra and hexaploid

genetic collections, also sets of near-isogenic and substitution lines in species of different ploidy levels assists to make genus *Triticum* a good model for studying plant comparative genetics irrespective of the character of used markers.

Species of genus *Triticum* and section *Sitopsis* and *Vertebrata* of genus *Aegilops* from N.I. Vavilov Institute of Plant Industry (St.-Petersburg, Russia), ICARDA (Aleppo, Syria), Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung (Gatersleben, Germany), Gene Bank of Research Institute of Crop Production (Prague, Czech Republic), National Small Grains Collection (Aberdeen, USA), Plant Germ-Plasm Institute of Kyoto University (Kyoto, Japan) and other institutions were used in the studies. Monosomic lines of cv. Saratovskaya 29 developed at the Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences [Maystrenko O.I. et al., 1988], ditelosomic lines of cv. Chinese Spring produced by E.R. Sears, L.M.S. Sears [1978], D-genome disomic substitution lines by L.R. Joppa [1973] were used for gene location. Physical mapping was arranged using deletion lines developed by T.R. Endo [1988] in cv. Chinese Spring.

Chapter 1. Comparative genetics of morphological, physiological and biochemical traits in wheats and their related species

1.2. Spike morphology traits. Spike-marking traits were laid ground by C. Linnaeus [1753] for his system of genus *Triticum* L. He made only one exception when dividing hexaploid wheats into 2 species using the distinctions not only in awnedness-awnless but spring *vs* winter growth habit.

Morphological traits conditioning grains and spike shape, awns, free-freshness and a number of others which modern wheat classifications are based on, including genetic classifications [MacKey J., 2005] are not numerous and well divide hexaploid wheats into species. They are controlled by a small number of genes and now can be identified in relation to each other by means of comparative-genetic analysis. Comparative-genetic analysis also allows to consider the adequacy of currently suggested phylogenetic schemes.

Awnless accessions have not been detected earlier either by us or other researchers [Pshenitsa..., 1976] in diploid wheat species *T. urartu* Thum. ex Gandil., *T. monococcum* L. and *T. boeoticum* Boiss. The only diploid wheat species having awnless spike is *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. The results of studying awnlessness in *T. sinskajae* presented in Table 1.14 allow to conclude that the trait is controlled monogenically on the dominant type.

N.I. Vavilov's hypothesis [1931] on the recessive inheritance of awnlessness in tetraploid wheat species *T. aethiopicum* Jakubz. has been proved experimentally. The gene controlling it has been localised in chromosome 3B of this species (Table 1.10, 1.11). Recessive control of awnlessness has been also revealed by us in *Ae. speltooides* Tausch [Goncharov N.P., Konovalov A.A., 1996].

New dominant gene *Hd2* controlling awnlessness was detected in common wheats of Asiatic origin. European common wheat subspecies (subsp. *indo-europeum* Vav.) is distinct from Asiatic (subsp. *irano-asiaticum* Flaksb.)

in the presence of non-allelic dominant genes controlling awnlessness (Table 1.7). Dominant genes *Hd1*, *Hd2* and *B2* are spread in Asia, and dominant gene *B1* is in Europe. Thus, the trait awnlessness is a 'good' classification trait that allows to classify common wheat species into subspecies.

The results presented in Table 1.15 allow to conclude that genes of compact spike are non-allelic in studied hexaploid species, and the use of pile-dwelling wheats, *T. antiquorum* is not necessary for wheat phylogeny. It is shown that compactoid spike of all di- and tetraploid wheat species is controlled on the recessive type (Table 1.17, 1.18). In tetraploid wheat species it is controlled by 2 non-allelic complementary genes *cs1* and *cs2* [Goncharov N.P., 1995]. Genes controlling sphaerococcoidness in *T. antiquorum* and *T. sphaerococcum* are allelic (Table 1.21). Gene *s* controlling sphaerococcoid grains in *T. antiquorum* was located also on chromosome 3D (Table 1.23) as it had been localised earlier in *T. sphaerococcum* by M.V.P. Rao [1977].

1.3. Hairiness (of vegetative and generative organs). Control of hairy glume by allelic genes *Hg* is shown in all studied species including *T. timopheevii* (genome GGA^uA^u) (Tables 1.32 and 1.33). Investigating the set of substitution line of cv Langdon showed that only line 5A-5D has a non-hairy node. It leads to the conclusion that gene *Hn* is located in chromosome 5A in tetraploid wheats. Gene *Hn* controlling hairy nodes was mapped by us in common wheat using deletion lines of 'Chinese Spring' between beaked points 0,67 and 0,64 on the long arm of chromosome 5A.

1.4. Glaucousness (waxiness/glossiness). The trait glossiness is controlled by *W1^l* gene in studied accessions of all tetraploid species (Table 1.39). It is located on chromosome 2B [Goncharov N.P., 1994; Goncharov N.P. et al., 1999]. Recessive gene *w1* also controlling waxlessness is located till 0,27 beaked point of this chromosome (deletion lines 2BS-1, 2BS-3 and 2BS-11 are glossiness). It is demonstrated that genes *W1^l* and *w1* are non-allelic. The latest data coincide with those of K. Tsunewaki, K. Ebana [1999] obtained in other stocks.

1.5. Ligulelessness. The results obtained allow to conclude that recessive *lg1* and *lg2* genes controlling ligulelessness are located in short arms of chromosomes 2A and 2B, respectively (Table 1.46). They are in accordance with localization of the analogous gene in barley. The latter has the gene located on the long arm of chromosome 2 [Pomortsev A.A. et al., 1990] which is homologous to the short arm of chromosomes the second homoeologous group of common wheat.

1.6. Photoperiodic response. The heading data diagram for set of 'Chinese Spring' deletion lines is presented in Fig. 1.49. These results can be considered as the arrangement of dominant gene *Ppd2* between 0,40 and 0,27 beaked points in the short arm of chromosome 2B.

1.8. Homoeology of wheat linkage groups and determination of quantitative traits in common wheat. Despite the absence of some vividly expressed effect of certain chromosomes on quantitative traits, one of the basic conclusions consists in the thing that critical chromosomes are unified into homoeological groups on the degree of affecting quantitative traits (Fig. 1.55, 1.56). It allows to say that homoeological chromosomes participate in determining

Table 1.61

**Total results in determining the allelism
of genes controlling morphological traits in wheats and goatgrasses**

Species	Trait, gene	Chromosome
Awnless		
Hexaploid wheats	<i>B1, B2, Hd, Hd2</i>	5A, 6B, 4A, ?
Tetraploid wheats	<i>B1, awl</i>	5A, 3B
<i>Ae. aucheri</i>	<i>awl</i>	3S?
<i>T. sinskajae</i>	—	?
Hairy glume		
Hexaploid wheats	<i>Hg</i>	1A
Tetraploid wheats	<i>Hg</i>	1A
<i>Ae. speltoides</i>	<i>Hg2</i>	?
Spike compactness		
Hexaploid wheats	<i>C1, C2, s</i>	2D, ?, 3D
Tetraploid wheats	<i>sc1, sc2</i>	?
<i>T. sinskajae</i>	<i>sc?</i>	?
Glaucousness (waxiness/glossiness)		
Hexaploid wheats	<i>W2^l, w1</i>	2D, 2B
Tetraploid wheats	<i>W1^l, w1</i>	2B, 2B
<i>T. monococcum</i>	<i>W4^l</i>	2A?
Growth habit (spring vs. winter)		
Hexaploid wheats	<i>Vrn1...Vrn4</i>	5A, 5B, 5D, ?
Tetraploid wheats	<i>Vrn1, Vrn2, VrnT</i>	5A, 5B, ?
Diploid wheats	<i>Vrn?, Vrn?</i>	?, ?
Speltoid		
Hexaploid wheats	<i>Q</i>	5A
<i>Ae. speltoides</i>	<i>Q</i>	?
Ligulelessness		
Hexaploid wheats	<i>lg1 lg2</i>	Homoeological group 2
Tetraploid wheats	<i>lg1 lg2</i>	»
<i>Ae. squarrosa</i>	<i>lg3</i>	?
Hairy node		
Hexaploid wheats	<i>Hn</i>	5A
Tetraploid wheats	<i>Hn</i>	5A
Diploid wheats	<i>Hn</i>	5A
Persicoidness (tetraaristata)		
<i>T. petropavlovskyi</i>	<i>ta</i>	?
<i>T. carthlicum</i>	<i>ta</i>	5A

? – localisation unknown.

the expression of this or that quantitative trait in a similar way. Otherwise the chromosome group would be arbitrary. The results summing up the research carried out on determining allelism of genes controlling morphological traits in the studied wheat and goatgrass species.

Chapter 2. Comparative genetics of growth habit (spring vs. winter) and development rate

2.1. Variability of growth habit in wheat and goatgrass species. As a result of studying the occurrence of spring and winter accessions practically in all wheat and goatgrass species (Table 2.3), tester lines were detected in a number of species which allowed to begin comparative-genetic research of growth habit in di-, tetra- and hexaploid wheats (Table 2.4).

2.2. Inheritance of growth habit in hexaploid wheats. It has been determined that spring growth habit is controlled by 4 non-allelic dominant genes (Table 2.7). The presence of dosal effect of dominant *Vrn1* gene and that of multiple alleles in the same locus are shown [Koval S.F., Goncharov N.P., 1998].

Frequencies of occurrence for *Vrn* genes in local varieties (information from [Genotypes..., 1985] and this work) compared to those of breeding (total data from "Catalogue..." [1987], N.P. Goncharov, R.F. Gaidalenok [1994]; K.D. Dzalpakova et al. [1986]; N.P. Goncharov, I.P. Shitova [1999]; N.P. Goncharov [1998]) are shown in Fig. 2.10, 2.11. European and Asian regions significantly differ from each other in most cases. Local and breeding cvs of the considered regions also differ from each other for Central Europe and Mid-Asian republics of the former USSR on the frequencies of dominant genes (see diagonal of Table 2.18, *a* – South Europe; *b* – Central Europe, *c* – Russia, *d* – Kazakhstan, *e* – Tadjikistan, *f* – China). Frequent occurrence of dominant *Vrn4* gene has been detected in *T. sphaerococcum*. In common wheat the gene has been revealed only in one accession from the province of Gansiu, China [Goncharov N.P., Shitova I.P., 1999]. It is concluded that *Vrn1* and *Vrn2* genes are typical of European cvs, *Vrn3* and *Vrn4* genes being typical of Asiatic cvs.

Only those from Tadjikistan has dominant *Vrn3* gene out of all studied *T. spelta* accessions (Table 2.20). Most of European accessions of this species – 11 out of 19 studied (57,90 %) have dominant *Vrn2* gene. Our data are a bit different from those of G. Nilsson-Leissner [1925] having shown that spring growth type is controlled by 2 non-allelic dominant genes in European accessions of *T. spelta*. Only 4 out of 26 studied accessions (15,38 %) had digenic control of the trait. All spring accessions from Azerbaijan have dominant *Vrn1* gene, one of them being in pair with *Vrn2*. The hypothesis on the increase in the percent of spring accessions with the increasing time of species cultivation is proved by the results in studying *T. aestivum* ssp. *petropavlovskiy* and *T. sphaerococcum* which are spring in 100 % percent of accessions.

2.3. Inheritance of growth habit in tetraploid wheats and goatgrasses. Set of near-isogenic lines on dominant *Vrn* genes were produced in *T. dicoccum* [Goncharov N.P., 1999], and they allowed to study the genetic control of growth habit in tetraploid wheats. Three non-allelic dominant *Vrn* genes were detected in them, but we showed only digenic control of the trait in widely cultivated wheat species *T. durum* and *T. dicoccum* (Table 2.24, 2.25).

2.4. Inheritance of growth habit in diploid wheats and goatgrasses. Species *T. urartu* was described as winter [Pshenitsa, 1979; Dorofeev V.F., Koro-

vina O.N., 1987]. All accessions of *T. urartu* from VIR, ICARDA, Kyoto University collections turned winter. We found 3 spring accessions, one being heterogeneous on growth habit, in the National Small Grains Collection (Table 2.3). It is less than 2 % from the studied number. Monogenic control of the trait is shown for the species.

Two loci controlling spring *vs.* winter habit per each of genomes A^b, B (G) and D have been detected in the studied diploid species of possible donors for these elementary genomes. At the same time, besides *Vrn1...Vrn3* genes localised in the chromosomes of homoeological group 5 in common wheat, only one complementary *Vrn4* gene is known. Therefore, even now there is a possibility to introgress minimum one more complementary gene determining spring growth habit into common wheat either from *Ae. squarrosa* or *Ae. speltooides*. The presence of 4 and not 6 loci in hexaploid wheats is probably connected with their origin in the region where part of diploid species genepool was not activated in the hybridization of ancestral forms, first primitive tetra- and then hexaploid wheats.

Chapter 3. Strategy of developing phenotypic and genetic collections in *Triticum* L. and *Aegilops* L. and introgression of new traits, genes and alleles

As a result of the carried out investigation, phenotypic and genetic collections have been developed for di-, tetra- and hexaploid wheats. The list of genetic collection of species tetraploid on morphological traits is presented in Table 3.4. Accumulating of not only genetic but also phenotypic collections of diploid wheats is connected with certain complexities, i.e. low mutant gene frequencies. The typical example is frequencies of occurrence for dominant *Vrn* genes and allelic variants *Gpi-1* in *T. boeoticum* and *T. urartu* (Table 3.7).

Collection of Siberian common wheat landraces and the possibilities of its application in phylogenetic investigations. Results of processing the data on 15 RAPD markers and genes controlling hybrid dwarfness of local Siberian varieties and those of South-East Asia are presented in Fig. 3.8 [Kato K. et al., 1999] and Fig. 3.9. They allow to conclude non-Asiatic origin of Siberian common wheat crop. The conclusions were proved by the results of studying photoperiodic response (Fig. 3.10).

3.2. Introgression of traits, genes and their alleles from related genera, species into cultivated wheat species and their comparative-genetic studies. The use of introgressive hybridization allowed researchers to transfer some hundreds of genes the majority of which controls resistance to pathogens and insect from genera *Aegilops* and *Secale* into cultivated wheat species [Gale M.D., Miller T.E., 1987; Knott D., 1987b; Maan D.D., 1987; McIntosh R.A. et al., 1998]. However, the absence of strategy in their realisation makes them considerably less effective. Hence, comparative-genetic studies are necessary to determine the possibilities of aimful widening the biodiversity of cultivated wheat species. Only such studies of morphological, physiological and biochemical traits, determining gene allelism and homology of linkage groups in different wheat species and their related species will allow to schedule the strategy to realise introgressive hybridization in the genus.

Table 3.4

Gene collection of tetraploid wheat species

Traits	Gene symbols	Gene number (chromosome location)	Accessions with	
			dominant genes	recessive genes
Growth habit	<i>Vrn</i>	2 (5A, 5B)	BS1E, BS2E	BWE
Hairy glume	<i>Hg</i>	1 (1AS)	BS1E	Angara
Black glume	<i>Bg</i>	1 (1AS)	BS1E	Beloturka
Red grain	<i>R</i>	2 (3AL, 3BL)	tetraCS	κ-43766
Awnlessness	<i>B</i>	2 (5A, 6B)	Sharik, tetraCS	BWE
Hybrid necrosis	<i>Ne1, Ne2</i>	2 (5BL, 2BS)	Gaza, K-35116	BWE
Waxlessness	<i>W</i>	1 (2BS)	Gaza, Nursit	Angara
»	<i>w</i>	1 (2BS)	BWE	BS1Ew
Hairy peduncle	<i>Hp</i>	1 (5A)	BS1EHP	Angara
Hairy node	<i>Hz</i>	1 (5A)	TetraCS	tetraThatcher
Hairy leaf	<i>Hl</i>	2 (4A, 5A)	K-47759	tetraCS
Hairy leaf sheath	<i>Hz</i>	1	<i>T. dicoccoides</i> K-20403	Beloturka
Ligulelessness	<i>lg</i>	2	Mavroullos	Vroullos
Red coleoptile	<i>Rc</i>	2 (7A, 7B)	K-29145	κ-18999
Semicompactoid spike	<i>sc</i>	2	Gaza	Sharik
Chocolate spike glumes	<i>cc</i>	7BS	Mutant of cv Langdon	Beloturka
Purple grain	<i>P₁P₂</i>	?	GAW 414	BWE
Branched spike	<i>bh</i>	2AS	line branch	BS1E
Tetraaristata	<i>ta</i>	?	<i>T. carthlicum</i>	BWE

Inheritance of genes *Hp* and *Vrn* introgressed from rye into tetra- and hexaploid wheat species has been studied (Tables 3.11–3.13). Introgression of gene *Hp* was not described and studied earlier in durum wheat. Genes controlling hairy nodes are allelic in lines V6 and V7 with dominant *Vrn6^{Sc}* and *Vrn7^{Sc}* genes from rye, whereas genes controlling growth habit are non-allelic either to each other and to dominant *Vrn1...Vrn4* genes described earlier in common wheat (Table 3.12). The short arm of chromosome 1B, cv Salmon, carrying translocation of rye and also gene *Glu-B1* located in the long arm of this chromosome (Fig. 3.19) has been mapped. The most probable gene order is *Gpi-1*, *Nor-R1*, *Gli-R1*, *Glu-B3^S*, *Glu-B1*. Distances between genes *Gpi-1* and *Nor-R1*, *Gpi-R1* and *Gli-R1*, *Nor-R1* and *Gli-R1*, *Nor-R1* and *Glu-B3^S*, *Gli-R1* and *Glu-B3^S*, *Gli-R1* and *Glu-B1*, *Glu-B3^S* and *Glu-B1* are equal to $16,01 \pm 4,02$ %, $23,19 \pm 5,01$ %, $15,92 \pm 5,57$ %, $24,43 \pm 6,85$ %, $20,57 \pm 4,83$ %, $29,91 \pm 5,99$ %, $36,34 \pm 6,55$ % of crossing-over, respectively [Goncharov N.P. et al., 1997].

3.3. Use of phenotypic and genetic collections in phylogenetic investigations. Phenotypic and genetic collections allow to perform phylogenetic investigations. The presence of polymorphism on enzymes among diploid wheats,

donors of elementary genomes of polyploid wheats, is also a good model for phylogenetic studies in plants [Nishikawa K. et al., 1992]. Polymorphism on locus *Gpi-1* was described in a lot of *Triticum* and *Aegilops* species [Goncharov N.P. et al., 1998]. Electrophoretic mobilities GPI-1 in donor species of elementary wheat genomes and sets of common wheat aneuploids are presented in Fig. 3.26, 3.27. *GPI* analysis in donor species of A, B, D genomes and in nulli- and ditelosomic lines of cvs Saratovskaya 29 and Chinese Spring prove the fact that common wheat A and B genomes have most spread alleles of donor species. On the one hand, the isozyme composition is enriched in polyploid wheats as a result of co-dominant expression of isozyme alleles, divergent in ancestral species; on the other hand, allozyme geenpool decreases, as only single biotypes of ancestral diploid species participated in polyploidisation that originated primary amphiploids. Most frequent alleles GPI-1 of species donors of elementary primary genomes fixed in most tetra- and hexaploid wheat species with BA and BAD genomes.

Morphological traits in phylogenetic investigations. According to the hypothesis of H. Kihara, F. Lilienfeld [1949] and data by M. Tanaka [1959] and H. Kihara [1965], *T. persicum* Vav. (*T. carthlicum* Nevski) was the primary tetraploid. Based on this, the primary hexaploid form had light thrashing and non-fragile spike.

The diversity of tetraploid wheat species on types of awns is presented in Fig. 1.14 and Fig. 3.28. Dr. Kawahara and I have studied the expression of awns type in amphiploids. On this basis, we tried to determine which of the species participated in the development of hexaploid wheats. There are no awnless forms in tetraploids whose genes of awnlessness were introgressed from common wheat, except for a number of forms *T. diccocom* and *T. durum*.

The results of studying type of awns showed that amphiploids *T. diccocom* × *Ae. squarrosa* (Fig. 3.30) and – *T. carthlicum* × *Ae. squarrosa* (Fig. 3.29) have a different type of awns than that of common wheat. The first one has one awn per spikelet, the second has awns both on spikelet and floral glumes. When using durum wheat, the type of awns of such an amphiploid is like in durum wheat (Fig. 3.31). Besides, species *T. durum* is not so old as other tetraploid species: it is about 5th thousand years old and, hence, it could not participate in the origin of common wheat having been cultivated for some millenia by this time [Zohary D., Hopf M., 1988]. Amphiploid *T. diccoides* × *Ae. squarrosa* (Fig. 3.32) is also distinct from *T. spelta* and *T. aestivum* in its glume shape. In this case the primary or secondary origin of filmy or naked initial hexaploid is irrelevant.

The results of studying the inheritance of awns type in the hybrid combination of 2 tetraploid species *T. durum* × *T. aethiopicum* are shown in Table 3.19. Therefore, the only species having the gene to control awns type, “as in common wheat”, is *T. aethiopicum*. The gene controlling common wheat awn type was located on chromosome 3A (Table 3.19). If *T. aethiopicum* were not the species with “secondary origin”, i.e. did not originate from the hybridisation of common wheat with some tetraploid, *T. aethiopicum* could be a tetra-

ploid component participating in the amphidiploidization with *Ae. squarrosa*. However, there is 2B·4A translocation at 15 accessions of this species [Kawahara T., Taketa S., 2000].

Many points of wheat phylogeny require specifying and further detailed studies involving more extensive stocks. The boundaries of genus *Triticum* have not been determined. Species number in the genus is different with various taxonomist, and the criteria used for this purpose are often debatable. At the same time, these and many other points of phylogeny and classification of wheats and their related species can be successfully resolved now within comparative-genetic investigation.

Chapter 4. Genus *Triticum* L. taxonomy

The aim of contemporary taxonomy is to develop such a classification which would reflect both species phylogenesis and their genetic structure. The application of comparative-genetic methods in such studies will ultimately help alleviate “tension” common in developing genetic classifications of genus *Triticum*. It occurs when identical gene symbols are used as relevant arguments of phylogenetic closeness relationship of species. However, the genotype of this or that species is considered on the similarity or differences in their phenotypes in most cases (for example see J. MacKey [1966, 1989] or M.S. Swaminathan [1966]). At the same time, we understand that the present taxonomy classification of important agricultural crops, including wheats, is rather an artificial system to meet agricultural demands and be convenient first to users not connected with the problems of botany or genetics.

Moreover, as it was mentioned by P.A. Gandilyan [1980], all cytogenetic and genetic systems of genus *Triticum* [MacKey J., 1966, 1968, 1975, 1989, 2005] have not been developed in detail and have some authors [Morris R., Sears E.R., 1967, Kimber G., Sears E.R., 1987] used a number of incorrect and illegitimate species names [Morrison L.A., 2001]. Generic polymorphism completely known to triticulturists even by the time is not described completely. Big problems of these classifications are also connected with establishing the boundaries for subspecies and varieties. The genetic classification by J. MacKey [1966, 1968, 1975, 1989, 2005] is not a harmonious continuation of the existing generic systems. It is a hybrid of the taxonomy system by W.M. Bowden [1959] with some information about the genetic control of morphological traits which all genetic systems are based on. Earlier, only species *T. zhukovskyi* had been emphasised on the base of counting the chromosome number and determining genomic formula. Comparative-morphological generic systems are more popular. Specific and varietal traits are never mixed in many of them (see for example [Pshenitsa, 1979; Gandilyan P.A., 1980]). Based on this, the succession of earlier and new taxonomies of genus *Triticum* is provided: earlier varieties have the corresponding positions and, hence, will be preserved in new classifications. The latter is important for the preservation of wheat biodiversity in genebanks [Goncharov N.P., 2002; Morrison L., 2001]. Thus, as A.L. Takhtadjan [1966] used to note: “The more informative the classification system is, the more scientific and practical use it has” (p. 38).

Thirty five years ago P.M. Zhukovsky [1967] wrote: «A.R. Zherbak is known to have obtained 56- and 70-chromosome wheats with colchicine treatment but, true, little fertile. They all were given Latin species names. They are completely forgotten as new taxa. I also have new allooctoploids, but I do not mention them almost always. Such synthetic novelties are “drifting” in the ocean of taxonomy and are not assigned to any coasts. They have no freal either in form or in culture» (p. 133). We believed that each hand-made species is supposed to have not only the name of its own but its place in the generic system. In section 3.3.1 we considered the use of amphiploid collection in phylogenetic studies. According to the obtained results, they can be important in such investigations and must be preserved in genebanks. We also think that all amphiploids having been experimentally obtained since 1930s up to the present day should be legalised with the unification them into a new section *Compositum* N.P. Gontsch. nonen nodum [Goncharov N.P. et al., 2009]. Doing this, we think that there are no objective reasons to include only one handmade species *T. kiharae* [Dorofeev V.F., Korovina O.N., 1979; MacKey J., 2005] in the classifications of genus *Triticum* and not to consider all artificial ones having been developed up to the present in it. Moreover, E.F. Migushova [1976] and V.F. Dorofeev [1989] also tried to find a place for a number of them in the generic system considering from the standpoint of parallelism to natural species. Subordination of traits was laid ground for classifying this or that species which is based on the studies of different trait values (for more detail see part 1.2). Here one or many traits become dominant when classifying into species (taxonomy important traits). Under this consideration we focus on specific and varietal traits [Goncharov N.P., 2005].

We believe that it is inexpedient to include species *T. jakubzineri* – mutant of κ -11597 *T. turgidum* indistinct from a number of biotypes of the primary form even in the spectre of gliadins (Fig. 4.36). It is proposed to refer *T. petropavlovskiyi* to subspecies *T. aestivum*, and *T. militinae* to subspecies *T. timopheevii* which also differs from them in its single genes with the simple type of control. *T. timococcum* is artificial *T. zhukovskiyi*.

The taxonomy of many cultivated plants is controversial. *Triticum* L. is no exception to this statement. Most researchers today use a taxonomic treatment based on one or other of two substantially different classifications, that of J. MacKey [1966, 1977] or V.F. Dorofeev et al. [1979]. This is causing confusion within the global wheat research community because western scientists, for the most part, follow treatments based on J. MacKey's classification whereas eastern scientists, again with some exceptions, follow treatments based on the treatment by V.F. Dorofeev et al. [1979].

Having a strongly supported, logical classification of *Triticum* is very important, not merely for understanding the origin of wheat and its phylogeny but also for guiding the collection and preservation of its morphological and genetic diversity [Waines J.G., Barnhart D., 1990; Goncharov N.P., 2002]. It is also crucial in plant breeding, for identification, prediction of the success of introgression, and for certification of new accessions and commer-

cial cultivars. The goal of most taxonomists today is to produce classifications that reflect phylogenetic relationships while contributing to the effective preservation of species. At present, there is disagreement both on the circumscription of *Triticum* itself and of its species. In this manuscript, I review the taxonomic history of *Triticum*, the differences between the J. MacKey and V.F. Dorofeev classifications, and propose adoption of a treatment that better meets the present and future needs of those engaged in research on the genus.

It has long been known that *Aegilops* L. and *Triticum* are closely related but they have usually been treated as separate genera since C. Linnaeus [1753] time and even earlier. There have also been numerous suggestions that the two genera should be combined [e.g., Godron D.A., 1845; Hackel E., 1887; Ascherson P., Graebner P., 1898–1902; Bowden W.M., 1959; Chennaveeraiah M.S., 1960; Yamane K., Kawahara T., 2005], particularly after it became evident that all the polyploid species of *Triticum* are derived from hybrids between *Triticum* s.s. and *Aegilops*. Some [e.g., Bowden W.M., 1959] included all species of *Aegilops* in *Triticum* s.l. Others (e.g., Chennaveeraiah M.S., 1960) included only the members of *Aegilops* sect. *Sitopsis* (Jaub. et Spach) Zhuk. (i.e., *Ae. speltoides* Tausch, *Ae. bicornis* (Forsk.) Jaub. et Spach, *Ae. sharonensis* Eig, *Ae. longissima* Schwinf. et Muschl., and *Ae. searsii* Feldman & Kislev ex Hammer) because these were thought to be the donors of the B and G genomes present in polyploid wheats. Other taxonomists [e.g., Alefeld F., 1866; Philiptschenko Jur., 1930; Löve A., 1984] have recommended placing the di-, tetra- and hexaploid wheat species in three different genera.

The close relationship of *Triticum* s.s. and *Secale* L. has been less widely appreciated but led J. MacKey [1966], in his first classification of *Triticum*, to include two intergeneric hybrids of $\times$ *Triticosecale*, which he named *Triticum turgidocereale* (Kiss) MacKey ($2n = 42$) and *T. rimpaui* (Wittm.) MacKey ($2n = 56$), in *Triticum*. Although he later [MacKey J., 1977, 1989] rejected this idea, he recently revived it, recognizing three wheat-rye hybrids within *Triticum* [MacKey J., 2005]. His arguments for doing so included the existence of spontaneous hybrids between *Triticum* and *Secale*, the fact that some strains of *Triticum* s.s. cross more easily with *Secale* than with *Aegilops*, that immunochemistry shows *Triticum* and *Secale* to be more similar than *Triticum* and *Aegilops*, and that the basic morphology of *Triticosecale* is derived from *Triticum monococcum* L. He stated that, if no need is seen to identify *Triticum* s.s. as a hybrid, there is also no need to treat $\times$ *Triticosecale* as a hybrid. His decision to include both in the same genus is based on their “morphologic and phylogenetic similarity together with an ongoing convergence of the two crops which makes it unrealistic to keep them apart by a generic border” [MacKey J., 2005, p. 32].

The confusion for wheat research is increased by the lack of consistent criteria within current taxonomic treatments for distinguishing between natural and artificial hybrids, the existence of many unnamed artificial amphiploids, and the existence of numerous hybrids with invalid names (e.g., $\times$ *Haynaticum* Zhuk., $\times$ *Triticum agropyrotriticum* Cicin). The taxonomic

treatment of intergeneric hybrids is also not consistent. $\times$ *Tritordeum* Aschers. et Graebn. is a valid name but there are no names for artificial intergeneric hybrids between *Triticum* and species of *Aegilops* having genomes different from those of natural wheat species. One striking example of such a hybrid is the octoploid amphiploids produced from crossing *Ae. geniculata* Roth. [= *Ae. ovata* auct. non L.] with *T. dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. and *Ae. geniculata* with *T. durum* Desf. var. *araseita* (Hochst. ex Körn.) A. Filat. (genomes C^uC^uM^oM^oBBA^uA^u; 2n = 56) [Tschermak E. von, Bleier H., 1926]. The hybrids were named $\times$ *Aegilotriticum* Tschermak. More recently, E.G. Zhurov and T.K. Ternovskaya [1984] produced a number of hexaploids synthetics in which the D genome of wheat is replaced by the S genome from different diploid species from *Aegilops* sect. *Sitopsis*.

Wheat species circumscription. In the development of taxonomic thought for both cultivated and non-cultivated plants there are two long-held but opposing viewpoints. One holds that species are real and undoubtedly exist in nature; the other holds that species are an abstract idea that humans need in order to categorize natural objects more easily. Since the time of A.P. de Candolle [1778–1841], botanists adhering to the first viewpoint have been trying to develop ‘natural’ classifications while those adhering to the second believe that ‘species’ should be delimited in a way that best serves researchers studying particular groups of plants. C. Linnaeus, in effect, adopted the second approach, deducing his concept of ‘species’ in taxonomy on the basis of logic.

It is clear that today, botanists and zoologists differ in their definition of species. A single definition is difficult to apply to all flowering plants. Different definitions are required, for instance, for selfing and outcrossing plants, for diploid and allopolyploid plants, and for wild and cultivated plants, a considerable number of which (e.g., *Zea mays* L.) cannot survive outside of cultivation. Neither the International Code of Botanical Nomenclature (ICBN) [McNeill J. et al., 2006] nor the International Code of Botanical Nomenclature for Cultivated Plants [Brickell C.D. et al., 2009] consider the specific problems relating to the classification of a complex of cultivated plants. It is interesting that the most recent edition of ICBN includes a major mistake with respect to *Triticum* [McNeill J. et al., 2006, Article H3, example 3]:

“...*Triticum aestivum* L. (1753) [BAD genomes] is treated as a species although it is not found in nature and its genome has been shown to be composed of those of *T. dicoccoides* (Körn.) Körn. [BA genome], *T. speltooides* (Tausch) Gren. ex K. Richt. [B genome], and *T. tauschii* (Coss.) Schmalh. [D genome]” ([haploid genome formulas] added by N.G.).

The problem is that *T. dicoccoides* is a tetraploid and both *T. speltooides* and *T. tauschii* are diploids. The current interpretation of the origin of cultivated bread wheat is given in Figure 1. There are also problems with omissions and errors in both the International Plant Names Index (IPNI) and TROPICOS [Barkworth M.E., Bothmer R. von, 2009] but those responsible for the sites are working to eliminate such confusing entries but the process requires checking all the relevant literature, much of which is hard to obtain.

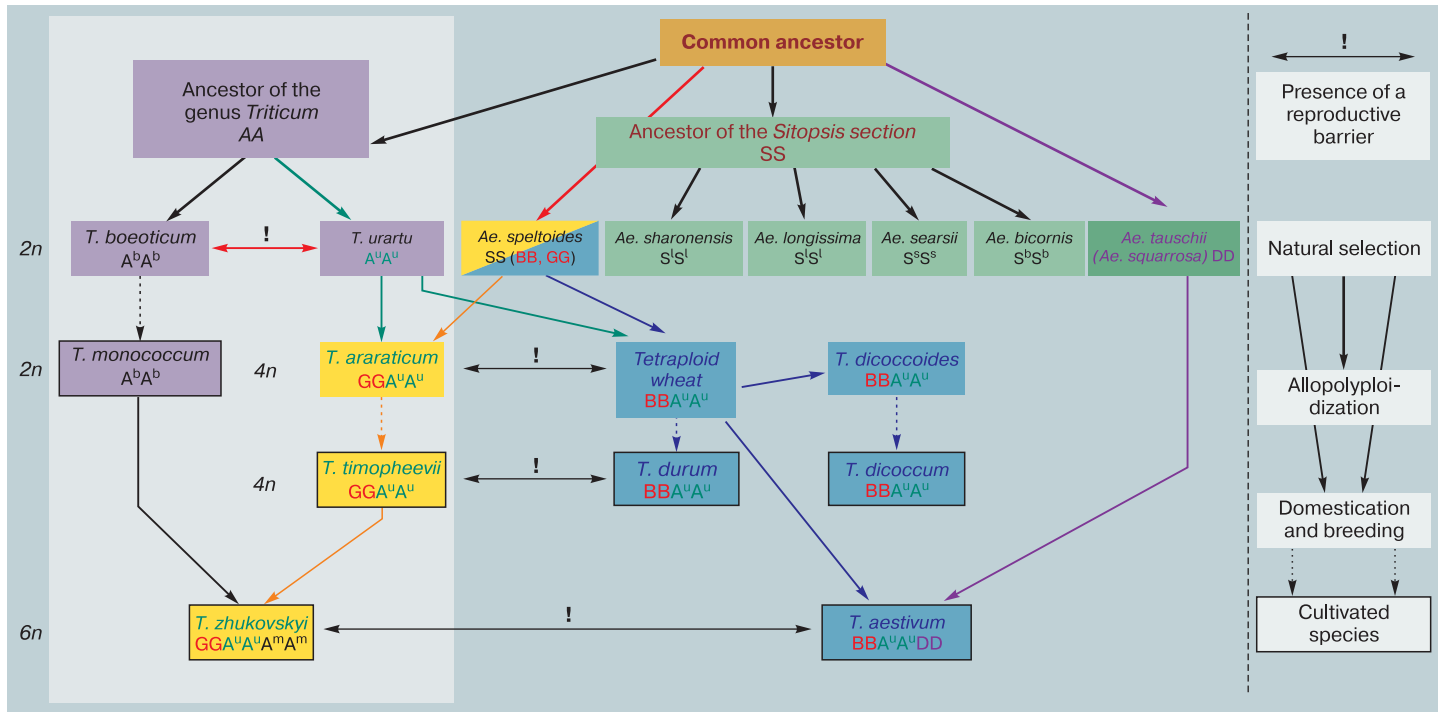


Fig. 1. Phylogenetic scheme of *Triticum* and *Aegilops* evolution (according to [Goncharov N.P. et al., 2008] with addition).

Species have unique genetic constitutions, which have developed primarily because of the existence of reproductive barriers. These barriers protect a species' gene pool from incorporation of foreign genes. The presence of reproductive barriers is not, however, an essential criterion for recognizing a species, whether of cultivated or wild plants. Some wheat species readily cross with each other and form fertile progeny under experimental conditions [Boguslavsky R.L., Golik O.V., 2004] but do not do so outside the experimental conditions because they do not grow in the same locations and are not cultivated together. Moreover, the majority of cultivated wheat species are strict self-pollinators so genetic exchange is difficult, even within a species. Consequently, wheat species tend not to form hybrid progeny in nature. In fact, the main objective of plant breeders is to facilitate interspecific hybridization, thereby guiding the evolution of wheat species in the desired directions. "Natural conditions" for cultivated wheat species means fields cultivated by humans, and from which some species are excluded (e.g., *T. spelta* L. or *T. monococcum*) while others are introduced (e.g., $\times$ *Triticosecale*), a process that changes their distribution.

The absence of good criteria for delimiting species is one of the main causes for disagreement among wheat taxonomists (triticologists). The criteria used are common to those employed by other plant taxonomists – morphological (seldom anatomical), ecological-geographical, karyological, biochemical, cytogenetic, and, recently, molecular-genetic. Difficulties in delimiting species arise from the conflict between the two opposing goals, achieving a 'natural classification' versus meeting the needs of the wheat research community. As K.A. Flaksberger noted [1935, p. 22], each wheat classification is primarily "a handbook for determining wheats of the globe where all there biodiversity is described".

The non-crossability of species of *Triticum* results from the combination of four different cytoplasm types (two in the A^u and A^b diploid species and two modifications of the *Ae. speltoides* Tausch cytoplasm that is found in the B and G genome polyploids, respectively) [Tsunewaki K., 2009, 2010] and three ploid levels (di-, tetra-, and hexaploids). There are also intraspecific isolation barriers between cultivated and wild species within *Triticum* sect. *Timopheevii* A. Filat. et Dorof. [Migushova E.F., Konarev A.V., 1973, 1975]. These factors have allowed triticologists to recognize some widely accepted taxa within the genus. Interspecific hybrids derived from cultivated self-pollinating species are usually eliminated in segregating progenies, making it easy for taxonomists to identify wheat species arising from spontaneous hybridization [Berlyand-Kozhevnikov V.M., Dorofeev V.F., 1976].

The presence of both wild and cultivated species and multiple ploidy levels (which may also differ in cytoplasm type) within *Triticum* has led some researchers to distinguish between 'good' and 'bad or doubtful' species. The cultivated counterparts of wild species are considered to be 'bad or doubtful' species as is also the case when reproductive isolation is achieved without any evident morphological changes as, for example, with the tetraploid *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. ($2n = 28$) and the hexaploid *T. zhukovskiyi* Menabde et

Erizjan ($2n = 42$). Such situations are often said to represent incomplete species formation. The origin of cultivated wheat as a result of amphidiploidization and interspecific, and probably also intergeneric, introgressive hybridization complicates the choice of criteria for reliable species differentiation. Wild hexaploid wheats do not exist, nor do naked, easily threshed tetraploid wheats [Dorofeev V.F. et al., 1979]. Only four wild wheat species, with four genomes (A^a , A^b , B, and G), and two ploidy levels, diploid and tetraploid, were involved in the initial development of polyploid wheats. The primary hexaploid was obtained by combining the D genome of *Ae. tauschii* Coss. [= *Ae. squarrosa* auct, non L.] with tetraploid wheat having a BBA^aA^a genomes [Percival J., 1921].

Comparison of *Triticum* classifications. Nomenclaturally, the first classification of wheat was that of C. Linnaeus [1753] although, as he makes evident by his citations, the history of its classification extends back further. C. Linnaeus' classification (1753) of *Triticum* was based on a number of clearly discernable characteristics, including phenology (spring wheat – *T. aestivum* L.; winter wheat – *T. hybernum* L.), the 'spelt' (*T. spelta* L.) and glume (*T. polonicum* L.) morphology. Later B.C. Dumortier [1823] introduced another character to the classification of wheat, one that is important to domestication, namely fragile versus non-fragile spikes. Morphological distinctions were also the basis of F. Körnicke's [1885] classification who recognized many more species and varieties in the genus in order to encompass all the diversity of which he was aware. It is common knowledge that classifications grow out of studying floras. Although numerous XVIII and XIX century floras include a treatment of *Triticum* but, on the whole, they did not bring anything new to the classification of wheat [see review by Percival J., 1921].

Despite continued criticism concerning 'inconsistencies' and the artificiality of the morphological characters used, such classifications have faithfully served triticologists for more than 125 years. Even now, the primary characters used for interspecific classification of *Triticum* are glume vestiture (hairy or glabrous); glume color (black, red, or white); awned development (awnless, or awned); and grain color (black, red, green, blue, or white). Each of these four taxonomic traits is under simple genetic control and, except for the genes controlling awn development and glume vestiture, are represented in all wheat genomes by homologous genes [McIntosh R.A. et al., 2008].

Since the 1950s, opposition to the morphological classifications have been based on cytogenetic [Bowden W.M., 1959; Morris R., Sears E.R., 1967] and genetic [MacKey J., 1966, 1968, 1975, 1989, 2005] principles and, more recently, on data derived from molecular-genetic investigations [Goncharov N.P., 2002; Goncharov N.P. et al., 2009].

A). W.M. Bowden's classification [1959] and its revision [Morris R., Sears E.R., 1967]. As mentioned earlier, W.M. Bowden [1959] combined *Triticum* and *Aegilops* into a single genus, a treatment that was also adopted by R. Morris and E.R. Sears [1967].

R. Morris and E.R. Sears differed from W.M. Bowden in recognizing *T. timopheevii* and *T. turgidum* L. as distinct species and dividing *T. timopheevii* into two informal varietal groups which correspond, broadly, to *T. timopheevii* var. *tumanianii* (Jakubz.) Bowden and *T. timopheevii* var. *timopheevii*. They did not, however, explain how the two groups differed. R. Morris and E.R. Sears converted the variety groups *turanicum*, *aethiopicum*, *durum* and *paleocolchicum* to *dicoccon* and combined the *macha* with *spelta* variety groups. They also differed from W.M. Bowden in their treatment of some of the species transferred from *Aegilops*.

Because W.M. Bowden combined *Triticum* and *Aegilops*, he recognized 40 species in *Triticum* [Bowden W.M., 1959]. A one more species, *T. searsii* Feldm. & Kislev (syn. *Ae. searsii* Feldm. & Kislev ex Hammer [Hammer K., 1980]), was later described by M. Feldman and M. Kislev [1977].

J. MacKey [1966] disagreed with Bowden, arguing that amphiploids between *Triticum* and some species of other genera in subtr. *Triticinae* can also be produced. Moreover, he considered that Bowden had created a taxonomic unproductive taxonomic controversy by combining *Triticum* and *Aegilops*, just as H.H. Löve [1984] did, albeit by recognizing more rather than fewer genera. Chennaveeraiah [1960] also criticized Bowden's enlargement of *Triticum*. Neither Bowden's nor Morris and Sears' treatment won widespread acceptance but, to the extent that they were used, botanists tended to follow W.M. Bowden and geneticists tended to follow R. Morris and E.R. Sears.

I fault Morris and Sears' revision in one respect. It is inappropriate to divide species into groups without explaining how the groups differ. They are not illegitimate; they are simply informal groups with no nomenclatural standing. If one wished, one could formalize them by making them sections but neither Bowden nor Morris and Sears wished to do so. One may disagree with their decision but it is not wrong, just different.

B). J. MacKey's [1966, 1968, 1975, 1989, 2005] classification and its revision [Slageren M.W. van, 1994]. MacKey has published many times on the infrageneric taxonomy of *Triticum* [MacKey J., 1966, 1968, 1975, 1977, 1989, 2005] and his treatment was followed by in *Mansfeld's Encyclopedia of Agricultural and Horticultural Crops* [Hanelt P. and IPGCR, 2001]. J. MacKey has changed his treatment of *Triticum* over the years, most notably in the treatment of $\times$ *Triticosecale*, which he initially included [MacKey J., 1968], then excluded [MacKey J., 1977], and most recently included in *Triticum* [MacKey J., 2005], and is his treatment of the einkorn wheats (*T. boeoticum* Boiss. and *T. monococcum*) which he at one time placed in the segregate genus *Crithodium* Link. [MacKey J., 1966]. In his 1989 paper, he commented that the absence of information on the genetic control of phenotypically identical morphological traits was a weakness of all wheat classifications, including his own. MacKey's most recent treatment [MacKey J., 2005] is summarized in Table 4.5 (see p. 373).

Detailed research by M.S. Swaminathan and M.V.P. Rao [1961] addressed some of MacKey's concerns. They showed that differences in taxonomically

important traits of hexaploid wheats are controlled by four pairs of non-allelic genes. The four “taxonomically important” genes not only control the conspicuous morphological traits; they also have considerable pleiotropic effects [Szabó A.T., Hammer K., 1995; Goncharov N.P., 2005]. The effect of such genes is important to phylogenetic studies. The morphology of individual plants is determined by the combination of the alleles of such genes present. Consequently, it is easy to identify individual plants more precisely than suggested by MacKey’s treatment, even in experimental plantings or archaeological excavations.

The studying of such genes has led researchers to believe to that they are regulatory [Faris J.D. et al., 2003]. They are located on either in the D genome or on chromosome 5A of hexaploid wheats. Because the D genome is absent from diploid and tetraploid wheats and because of the lack of homology between the genes present on the 5A chromosome of hexaploid and lower ploidy wheats, these genes are only effective for distinguishing the hexaploid species.

No ‘species-forming’ genes have been identified for the di- and tetraploid wheats. Consequently, taxonomists have used the combination of multiple traits, for most of which the genetic control is not known, to distinguish individual species. The exception is glume length which is controlled by two non-allelic genes in the tetraploid species *T. polonicum* L. [Watanabe N. et al., 1996] and *T. ispahanicum* Heslot [Watanabe N. et al., 2002] and the naked diploid *T. sinskajae* A. Filat. & Kurkiev [Goncharov N.P. et al., 2007b]. Evidently, the grain morphology of wheat species has been selected and manipulated even in very early agrarian societies. It remains a major target of wheat breeders [Gegas V.C. et al., 2010]. The combination of multiple traits was named ‘species radical’ phenomenon by N.I. Vavilov [1922].

J. MacKey used the small number of genes involved in controlling the morphological distinctions among wheat as an argument for recognizing morphologically distinct entities at a low taxonomic level. Consequently his classification is appealing in its simplicity, with only 10 *Triticum* (including $\times$ *Triticosecale*) species and 20 infraspecific taxa. The problem is that it results in inadequate sampling of the genus for those areas of research in which encompassing the range of genetic diversity in the genus is important. Including nine cultivated tetraploid wheat species (*T. turgidum*, *T. dicoccum*, *T. karamyshevii* Nevski, *T. ispahanicum* Heslot, *T. durum*, *T. turanicum* Jakubz., *T. polonicum* L., *T. aethipicum* Jakubz., and *T. carthlicum* Nevski) with the tetraploid wild species *T. dicoccoides* effectively hides most of them. With respect to MacKey’s use of the name *T. turgidum* rather than *T. dicoccoides*, this has nothing to do with evolutionary age. IBCN requires use of the oldest name. There are two Linnaean tetraploid wheat names – *T. turgidum* and *T. polonicum*. J. MacKey decided on *T. turgidum*, possibly because it was the best know of the two. Similarly, treating *T. araraticum* as a synonym of *T. timopheevii* conceals the fact that the two have different distributions, are only weakly crossable [Migushova E.F., Konarev A.V., 1973, 1975], and differ in their karyope [Badaeva E.D. et al., 2007] even though they are both GGAA species.

These two examples illustrate the primary disadvantage of MacKey's approach to the classification of *Triticum*. It overlooks and conceals the many of the demonstrably distinct entities within the genus. This tends to result in the exclusion of these entities, and the diversity they represent, from research studies and may lead to the elimination of important accessions from the world's genetic resources. It can also lead to problems with the identification of existing genetic resources. Examination of 576 accessions identified as *T. turgidum* and 1189 accessions identified as *T. aestivum* in respectively the ICARDA and Uzbek Institute of Plant Industry genebank revealed that about 5 % and 8 % did not belong to the designated taxon (Table 4.14; [Goncharov N.P., 2002]). A detailed classification would permit easy identification of the material being stored and reproduced in genebanks [Filatenko A.A., Hammer K., 1997]. As A.L. Takhtajan stated "The more informative the classification system is, the more scientifically and practically useful it is" [Takhtajan A.L., 1966, p. 38]. Poor classifications are not just less useful, they are positively harmful. In the absence of acceptable criteria for distinguishing individual taxa, genebank staff cannot be expected to monitor the purity of their accessions and important accessions may be eliminated because their significance is not appreciated. Indeed, failure to provide formal taxonomic, and hence nomenclatural, recognition of distinct entities may lead to what Dr. Michael Windham has referred to as "Extinction by nomenclature". Clearly, a classification that requires expertise in cytogenetic and(or) molecular genetics will not be practical for many of those who work with *Triticum*. What is needed is a classification system that takes account of phylogenetic information, cytogenetic, and molecular information but is accompanied by detailed morphological descriptions, workable keys, and correct nomenclature [Morrison L.A., 1995, 2001; Goncharov N.P., 2002].

It's interesting that a lot of scientists used a revision of MacKey's classification made by M. van Slageren [1994]. The van Slageren revision included the following: *T. monococcum* subsp. *boeoticum* was changed to *T. monococcum* subsp. *aegilopoides* (Link) Thell.; a few convar. were instead recognized as subspecies (convar. *durum* was changed to *T. turgidum* subsp. *durum*, convar. *turanicum* changed to *T. turgidum* subsp. *turanicum*, and convar. *polonicum* was changed to *T. turgidum* subsp. *polonicum*); the illegitimate name of *T. turgidum* subsp. *georgicum* (Dekapr et Menabde) MK was changed to *T. turgidum* subsp. *paleocolchicum* (Menabde) B. Löve & D. Löve. Revising MacKey's classification, Slageren M. van [1994] used the name *T. baeoticum*. However, P.E. Boissier [1853] had published two names for this species, both *T. baeoticum* and *T. boeoticum*. The type specimen is from a region in Greece called Boeotia, and "boeoticum" is the more correct spelling of the epithet.

C). V.F. Dorofeev et al. [1979] classification. The classification of Dorofeev V.F. et al. [1979; Table 4.6] grew from a different tradition than MacKey's. It was built on F. Körnicke's [1885] meticulous morphological research but was strongly influenced by Flaksberger's classification [1935] who first

introduced the division of sets (rows), as suggested by A. Schulz [1913], in three groups – congregatio *diploidea* Flaksb. (*Einkornreihe* A. Schulz), congregatio *tetraploidea* Flaksb. (*Emmerreihe* A. Schulz), congregatio *hexaploidea* Flaksb. (*Dinkelreihe* A. Schulz). 14 species are recognized and placed in grouped according to their ploidy level in Flaksberger's classification [1935], a grouping that was later accepted by many taxonomists [e.g., Nevski S.A., 1934; Schiemann E., 1948; Jakubziner M.M., 1958]. Equally important, V.F. Dorofeev had available the rich resources resulting from ongoing floristic studies of the Soviet Union and its neighbors, an area to which many species of *Triticum* are native, plus the global wheat collection of the Vavilov Institute of Plant Industry (St. Petersburg). V.F. Dorofeev et al. [1979] recognized 27 species and 1031 infraspecific taxa. Among their species was a synthetic GAD amphidiploid, *T. kiharae* Dorof. et Migusch. They regarded this species as very important because it supported N.I. Vavilov's [1922] idea of the existence of homologous series at the generic level. They divided the 27 species into two subgenera, subg. *Triticum* and subg. *Boeoticum*, depending on whether they included the A^u or A^b genome. Division into subgenera, in our opinion, is not completely justified [Goncharov N.P. et al., 2005].

Reviewing of the relationships between J. MacKey and V.F. Dorofeev et al. classifications K. Hammer et al. [2011] combined the V.F. Dorofeev sections of *Timopheevii* and *Dicoccoides* Flaksb. in the one named *Pyrachne* Dumort. Probably, such action requires a more forcible argument, as species of those sections do not give fertile offspring in intraspecific crosses. Moreover nuclei all other tetraploid species in the cytoplasm of *T. timopheevii* or *T. araraticum* give cytoplasm male sterility [Maan S.S., 1973].

V.F. Dorofeev et al. [1979] did not include two Chinese species, *T. yunnanense* King [King S.B., 1959] and *T. tibetanum* [Shao Q. et al., 1980] in their treatment. Clearly they could not have known of *T. tibetanum*; they also may not have been aware of *T. yunnanense* although it was published considerably before their publication. Among the species they did recognize were several that are best regarded as mutant forms of other species. For instance, *T. militinae* is a mutant form of *T. timopheevii*, *T. jakubzineri* of *T. turgidum*, and *T. sinskajae* of *T. monococcum* [Goncharov N.P., 2002; Goncharov N.P. et al., 2007b].

Recently, a western wheat consortium decided to publish an English translation of Dorofeev's et al. [1979] original monograph [Morrison L.A. et al., 2000; Knüpfner H. et al., 2004].

D). N.P. Goncharov [2002, Goncharov N.P. et al., 2009] classification. The classification that I have proposed [Goncharov N.P., 2002; Goncharov N.P. et al., 2009] follows in the Körnicke–Flaksberger–Dorofeev tradition and includes 29 species in five sections (Table 4.10). I do not divide the genus into subgenera and have instead designed sections (except for section *Compositum* N.P. Gontsch. which includes most of the artificial man-made species) based on ploidy levels, cytoplasm types and genome compositions. It is based on a comparative genetic [Goncharov N.P., 2005; Goncharov N.P.,

Summary

Gaidalenok R.F., 2005] and molecular-genetic approach [Watanabe N. et al., 2004; Golovnina K.A. et al., 2007, 2009; Goncharov N.P. et al., 2007b, 2008; Konovalov A.A. et al., 2010]. Traits were evaluated in terms of their variation and genetic control at the three different ploidy levels [Goncharov N.P., 2002]. One of the five sections, sect. *Compositum*, includes most of the synthesized species; the other sections differ in ploidy level, cytoplasm type, and genome composition. Molecular genetic analyses have supported the sectional divisions [Golovnina K.A. et al., 2007]. Only experimental comparative-genetic studies will permit identification of individual ‘species-forming’ genera, determination of their allelism, and further evaluation of the species recognized.

Table 4.10

***Triticum* classification ([Goncharov N.P., 2002] with additions according to: [Goncharov N.P. et al., 2009])**

Section	Group of species	Species	2n	Genomes
<i>Monococcon</i> Dum.	Hulled	<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil.	14	A ^u
		<i>T. boeoticum</i> Boiss.	14	A ^b
		<i>T. monococcum</i> L.	14	A ^b
<i>Dicoccoides</i> Flaksb.	Hulled	<i>T. sinskajae</i> A. Filat. et Kurk.	14	A ^b
		<i>T. dicoccoides</i> (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf.	28	BA ^u
		<i>T. dicoccum</i> (Schrank) Schuebl.	28	BA ^u
		<i>T. karamyshevii</i> Nevski	28	BA ^u
		<i>T. ispahanicum</i> Heslot	28	BA ^u
	Naked tetraploids	<i>T. turgidum</i> L.	28	BA ^u
		<i>T. durum</i> Desf.	28	BA ^u
		<i>T. turanicum</i> Jakubz.	28	BA ^u
		<i>T. polonicum</i> L.	28	BA ^u
		<i>T. aethiopicum</i> Jakubz.	28	BA ^u
<i>Triticum</i>	Hulled	<i>T. macha</i> Dekapr. et Menabde	42	BA ^u D
		<i>T. spelta</i> L.	42	BA ^u D
		<i>T. vavilovii</i> (Thum.) Jakubz.	42	BA ^u D
	Naked hexaploids	<i>T. compactum</i> Host	42	BA ^u D
		<i>T. aestivum</i> L.	42	BA ^u D
		<i>T. sphaerococcum</i> Perciv.	42	BA ^u D
<i>Timopheevii</i> A. Filat. et Dorof.	Hulled	<i>T. araraticum</i> Jakubz.	28	GA ^u
		<i>T. timopheevii</i> (Zhuk.) Zhuk.	28	GA ^u
		<i>T. zhukovskiyi</i> Menabde et Erizjan	42	GA ^u A ^b
<i>Compositum</i> N.P. Gontsch.	Hulled	<i>T. palmovae</i> G. Ivanov (syn. <i>T. erebuni</i> Gandil.)	28	DA ^b (DA ^u)
		<i>T. dimococcum</i> Schieman et Staudt	42	BA ^u A ^b
		<i>T. kiharae</i> Dorof. et Migusch.	42	GA ^u D
		<i>T. soveticum</i> Zhebrak	56	BA ^u GA ^u
		<i>T. borisii</i> Zhebrak	70	BA ^u DGA ^u
	Naked octoploid	<i>T. flaksbergeri</i> Navr.	56	GA ^u BA ^u

Our preliminary results suggest that artificial amphidiploids may have an important role in genetic and phylogenetic investigations [Goncharov N.P., 2002; Goncharov N.P. et al., 2007a]. Being able to name them and place them in a classification is essential for further work. I created sect. *Compositum* to help address this need. There is no objective reason for recognizing only one synthetic wheat species, *T. kiharae* as did N.I. Dorofeev et al. [1979]. N.N. Tsvelev [1976] included four artificial amphiploids in his treatment of *Triticum* for the Soviet Union: *T. fungicidum* Zhuk., *T. edwardii* Zhebrak, *T. sovieticum* Zhebrak and *T. borisovii* Zhebrak. Conspect of genus *Triticum* L. see p. 396–400.

In listing the genomes of the species I have modified the order so that the first named genome is that of the cytoplasm in accordance with recommended practice. This is in accordance with the requirements for wheat genome registration. Formulas for both natural and synthetic (artificial) amphiploids should first give information about the donor of cytoplasm. It should be noted that the traditional system of genome formulae is also not convenient for natural species, especially when considering phylogeny. Here, I agree with J.G. Waines and D. Barnhart [1990] and M. Feldman [2001], who also suggested changing the formula for wheat genome registration.

Even if my classification undergoes changes in the future, the number of artificial tetraploid and hexaploid amphiploids will not change because all possible combinations of the A^b, A^u, B, G, and D genomes have now been exploited by researchers. The advantages of my classification for identifying and collecting wheat accessions and for molecular-genetic and phylogenetic investigations have been discussed elsewhere [Golovnina K.A. et al., 2007; Goncharov N.P. et al., 2009]. This does not mean that it cannot be made better; just that it offers advantages that other proposals for the infrageneric taxonomic treatment of *Triticum* do not.

Conclusion. Nowadays, vascular plant species are almost always distinguished primarily on the basis of their morphology. The description of a species includes characters that are easily seen described and/or measured, are heritable, and stable across different environments. The hierarchical classification of wheat species is artificial and very subjective. On the other hand, even with the molecular-genetic tools currently available, the phylogeny of the genus is not known as yet. This is largely because of the evolutionary youth of the cultivated wheat species, all of which came into being within 6000–12 000 years ago [Nesbitt M., 2002]. Nevertheless, molecular methods do make it possible to assess the distinction and relationships of individual species in a manner that is more objective than is possible with purely morphological information. Nevertheless, as stated by Cronquist et al. [1966: 629] “Nobody and not group of people can decide on which classification should be accepted by all or which parts should be taken from different systems to make up a generally accepted classification”.

Научное издание

Николай Петрович Гончаров

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА ПШЕНИЦ И ИХ СОРОДИЧЕЙ

Утверждено к печати Ученым советом
Института цитологии и генетики СО РАН

Издание книги профинансировано по проекту 30.27 программы президиума
РАН и ЗАО “Сибирский сельскохозяйственный научный центр”

*Автор благодарит
генерального директора ССНЦ Святослава Георгиевича Афанасьева*

Редактор *А.В. Владимирова*
Художественный редактор *Л.Н. Ким*
Корректор *В.В. Борисова*
Оформление обложки *Л.Н. Ким*
Компьютерная верстка *Н.М. Райзвих*

Подписано в печать 30.08.2012. Формат 70×100/16. Гарнитура SchoolBookC.
Печать офсетная. Бумага офсетная. Усл. печ. л. 42,25. Уч.-изд. л. 36,8.
Тираж 500 экз. Заказ № 38

ООО “Академическое издательство “Гео”
630055, Новосибирск, ул. Мусы Джалиля, 3/1
тел./факс: (383) 328-31-13, <http://www.izdatgeo.ru>
Отпечатано в ООО “Сибирский Печатный Дом”
Новосибирск, Комсомольский просп., 13/1, оф. 305